
52


53


54

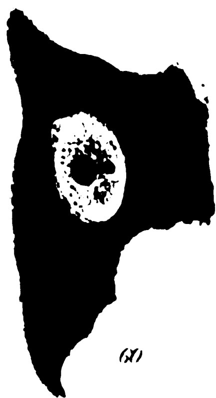

55


56


57

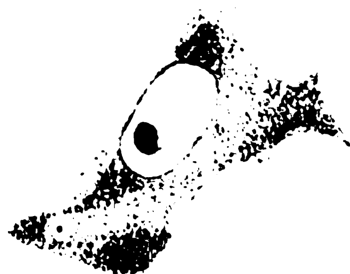

58


59


60


61


62


63

Anatomische Hefte

64


65




67

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XVI. BAND (L., LI., LII/LIII. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XVI. BAND (L., LI., LII/LIII. HEFT.)

MIT 49 TAFELN UND 55 ABBILDUNGEN IM TEXT.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1901.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt.

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

L. HEFT (XVI. BAND, HEFT I).

MIT 15 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1901.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

ANATOMISCH-ARCHÄOLOGISCHE STUDIEN.

II.

ANATOMISCHES

ÜBER

ALT-ITALISCHE WEIHGESCHENKE.
(DONARIA.)

VON

LUDWIG STIEDA,
KÖNIGSBERG.

Mit 28 Figuren auf den Tafeln I/IV.

II.

Anatomisches über alt-italische Weihgeschenke. (Donaria).

Unter der mannigfachen Weihgaben oder Weihgeschenken, die in alt-italischen (etruskischen und römischen) Heiligtümern gefunden werden, zieht eine Gruppe insbesondere die Aufmerksamkeit der Mediziner auf sich: es sind diejenigen Weihgeschenke, die den ganzen Körper oder einzelne und vor allem innere Teile des Menschen zur Darstellung bringen.

Von Altertumsforschern und Künstlern sind die Weihgeschenke bereits mehrfach untersucht — von Medizinern wohl kaum. Überdies haben die Altertumsforscher gerade diejenigen Stücke, die dem Mediziner interessant sind, aus sehr naheliegenden Gründen völlig beiseite gelassen. Ich meine die Weihgeschenke, welche Eingeweide des Menschen darstellen sollen.

So weit meine Litteraturkenntnis reicht, hat bisher noch kein Mediziner die alt-italischen (und griechischen) Weihgeschenke untersucht. Nun giebt es aber gerade unter den Weihgeschenken eine besondere Gruppe, die den Mediziner oder Anatomen ungemein anziehen müsste. Es sind das solche Stücke, bei denen die Leibeshöhle geöffnet ist, sodass die Eingeweide sichtbar werden; wir haben somit Bilder menschlicher Einge-

weide vor uns, die aus einer alten, längst vergessenen Zeit stammen. Es sind die ältesten bildlichen Darstellungen menschlicher Eingeweide — Darstellungen, die mindestens 2000 Jahre alt sind.

Mit diesen Bildern insbesondere sollen sich meine Zeilen beschäftigen — freilich kann ich dabei nicht umhin, auch die anderen Weihgeschenke in den Kreis meiner Erörterungen zu ziehen.

Eine allgemeine Beschreibung alt-italischer Weihgaben, eine Erörterung über ihre Beschaffenheit, Deutung u. s. w. habe ich nicht gefunden. Ich habe — fast ohne Erfolg — viele Bücher durchgesehen, in denen ich Aufschluss über Weihgaben suchte. Es sind nur ganz gleichgültige Bemerkungen, die sich hier finden. Aber ich darf aus vielen Gründen die litterarischen Notizen nicht ganz beiseite lassen.

Die älteste Abhandlung, die ich kenne, ist Jos. Phil. Tomasini, de donariis ac tabellis votivis liber singularis, 1654. Ein Abdruck dieser seltenen Schrift findet sich im Thesaurus Antiquitatum Romanarum Tomus XII. congest. a J. G. Graevio. Lugdan. Batav. 1699 fol. pag. 746—883). Der Schwerpunkt dieser ausserordentlich fleissigen und gelehrten Abhandlung liegt in der Untersuchung der die Weihgaben begleitenden Inschriften, — es sind die einzelnen Kapitel daher geordnet nach den Motiven der Darbringer und nach den darbringenden Personen. Ein Eingehen auf den reichen Inhalt der Abhandlung liegt nicht in meinem Programm. Ich werde später Veranlassung haben, auf die Abhandlung zurückzukommen.

Von einer späteren Arbeit gilt das gleiche: M. Joh. Jacob Frey Disquisitio de more simulacra membrorum conservandi. Altdorf 1786. Diss. philos. 4⁰ 24 p. Der gelehrte Verfasser betrachtet die Weihgaben in Berücksichtigung der Gottheit, denen sie gewidmet sind, erörtert den Ursprung dieser Sitten und beweist den Übergang der Sitte von der ältesten Zeit bis

in die heutige Zeit hinein. In dem Kap. VII, De simulacris membrorum qui adhuc supersunt, giebt der Verfasser mit wenig Worten eine kurze Übersicht über die verschiedenen Weihgaben, abgesehen von den Vota obscoena, denen er ein besonderes Kap. VIII widmet. Solche Stücke, wie sie uns hier interessieren, geöffnete Leibeshöhlen mit Eingeweide, scheint Frey nicht gesehen zu haben.

Bemerkenswert sind die Erörterungen des Verfassers über die Sitte Weihgeschenke darzubringen, bei anderen, insbesondere alten Völkern. Das Kap. XI erörtert die Frage: An Germanis haec quoque consuetudo fuerit? Kap. XV beschreibt Reliquiae hujus moris in Ecclesia Christianorum und das letzte Kap. XVIII bespricht unter dem Titel: De moris hujus exemplo in sacris litteris memorato, das Darbringen goldener Weihgaben von seiten der Juden (I Buch Samuelis VI Kap. 4, 5). Alles das ist recht interessant, steht aber zu unserer Aufgabe nur in lockerer Beziehung.

Ich habe keine Veranlassung gefunden, auf die älteren Arbeiten, die von Tomasini und Frey citiert werden, zurückgehen: es liess sich nichts erwarten, was für mich von Bedeutung sein könnte.

Die Ausbeute in litterarischer Beziehung nach Durchsicht der neuen Autoren ist sehr gering: einige Citate mögen hier Platz finden. — Ich bin weit davon entfernt, zu meinen, dass ich alle bezüglichen Schriften durchgemustert habe; dieser Zweig der Litteratur ist mir doch völlig fremd.

Das anziehende Buch des so früh dahingeschiedenen Dr. W. Abeken „Mittel-Italien in den Zeiten der römischen Herrschaft, nach seinen Denkmalen dargestellt". (Stuttgart und Tübingen, 1843 mit 11 Tafeln), hat einen Anhang: „Übersicht der in Italien geübten Künste mit ihrer Technik und ihren Leistungen (S. 353—427). Hier finden sich im I. Abschnitt (S. 354—370) lehrreiche Angaben über Thonarbeiten; dabei erwähnt

der Verfasser unter den Statuen gewisse „oft skizzenhaft behandelte Figuren“ und sagt: „Die meisten sind weibliche Gewand-Figuren zum Aufhängen bestimmt und aller Wahrscheinlichkeit nach Votivbilder. „In der dazu gehörigen Anmerkung 2 (S. 370) heisst es: Macrob. Saturn: 7 Oscilla parvae imaginunculae seu parvae statuae erant, quae arte fictili fingebantur et venales praeponebantur, quibus homines pro se atque suis Diti patri et Saturno piacula faciebant. cf. Serv. Aen. XII. 683, woraus man ausser dem Gebrauch des Aufhängens zugleich den Charakter der individueller Darstellungen sieht (imaginunculas in oris humani effigiem). Einfachere Weihgeschenke sind Abbildungen einzelner Glieder: Beine, Brüste etc. Mus. Greg. XLVIII.)“

Das berühmte Buch von Georg Dennis: The cities and cimeteries of Etruria (3 edition, Vol. I et II. London 1883. Deutsch von Dr. Meissner: Die Städte und Begräbnisplätze Etruriens, Leipzig 1853, 743 Seiten mit Abbildungen), das so viel Interessantes bietet, bringt auffallenderweise bei der Beschreibung der alten Stadt Veji (S. 1—42) nichts über etwa daselbst entdeckte Weihgaben. Ich sage auffallenderweise, weil heute Veji der Ort ist, wo die grösste Anzahl von Weihgaben gesammelt ist. Dagegen kommt der Verfasser bei Gelegenheit der Schilderung des Besuchs in Florenz auf die reiche Sammlung von Altertümern zu sprechen, die in einem kleinen See des Monte Falterone 1836 entdeckt wurden. Beim Ablassen des kleinen Alpensees wurden etwa 6 — 700 bronzene Figuren entdeckt. „Es waren meist menschliche Figuren von beiderlei Geschlecht, viele derselben Götter und Penaten, in Grösse abwechselnd, von zwei an bis siebenzehn Zoll in Höhe. Aber wie kamen diese hinein, war die Frage deren Beantwortung jedermann in Verlegenheit setzt! — — — Weitere Untersuchungen zeigten aber, dass sie sämtlich Weihgeschenke waren — Geschenke an irgend einem heiligen Ort für erwartete und erhaltene Vergünstigungen. Die meisten hielten den Arm so ausgestreckt, als ob sie im Be-

griffe seien, Geschenke darzureichen; andere waren deutliche Darstellungen von Wesen, welche an Krankheiten litten, besonders eines, welches eine Wunde an der Brust hatte, und einen von Schwindsucht und Abmagerung zerstörten Körper; überdies war eine Anzahl von entschiedenen ex voto's da — Köpfe und Gliedmassen, verschiedene Teile des menschlichen Körpers und viel Bilder von Haustieren, die auch Weihgeschenke waren. In allem diesem lag das Vorhandensein eines Heilgtums auf diesem Berge — u. s. w.

Ich erwartete in dem bekannten Werke K. Otfried Müllers (Die Etrusker, neu bearbeitet von W. Deecke, Stuttgart 1877, Bd. 1 u. 2) ausführliche Angaben über die Weihgeschenke, aber fand nur gelegentliche Bemerkungen. Eine Darstellung der Sitte der Weihgaben nebst der Beschreibung der verschiedenen Stücke findet sich nicht. Wo Müller im 3. Kap. des IV. Buchs (S. 254 ff.) von den bildenden und zeichnenden Künsten der Etrusker redet, da kommt er auch auf die Weihgaben zu reden; aber dort, wo ich eine eingehende Schilderung erwartete, bei der Besprechung der religiösen Gebräuche, finde ich nichts. In der Anmerkung 25b (S. 253), die von Deecke herrührt, ist von „allerlei Votivbildern zum Aufhängen" die Rede mit einem Hinweis auf Abeken.

In derselben Anmerkung (S. 254) heisst es: „Endlich sind die zahlreichen Porträtköpfe in Thon aus den Gräbern Süd-Etruriens, besonders wieder Cervetris, zu erwähnen, im Gregorianischen Museum, in München, Berlin u. a., manche in Relief, hinten flach, zum Aufhängen (Mus. Gregor. Tom. XLVIII). Sie zeigen einen wesentlich andern Gesichtstypus als die sonstigen Denkmäler, sowie eine eigentümliche Lage des Haares, fast englisch. Auch sie sind jedenfalls spät. (Deecke)."

In dem reich illustrierten Werke von A. Noel des Vergers „L'Etrurie et les Etrusques" (Tome I et II, Paris 1862—4, Tome III cartes et planches) finde ich nichts über Weihgaben.

Das grosse Werk von Jules Martha „L'art Etrusque", Paris 1889, mit vielen ausgezeichneten Tafeln und Abbildungen im Text, schildert im Kap. XVI die Erzeugnisse der Keramik (La céramique, S. 451—496) und im Kap. XVII die Erzeugnisse der Metallurgie (La métallurgie, S. 497—555). In dem letzten Abschnitt ist vielfach von figurines votives die Rede, aber über die Votivfiguren aus Terra cotta vermisse ich bezügliche Nachrichten.

Nicht übergehen darf ich das Verzeichnis der Weihgeschenke, das Dr. C. Friederichs in seinem Buche „Kleine Kunst und Industrie im Altertum, oder Berlins antike Bildwerke" (II. Band, Düsseldorf 1871, S. 279—285) giebt. Ich führe daraus einige Stellen wegen der darangeknüpften Bemerkungen an. So schreibt der Verfasser: 1331 „Ein Paar Augen (aus Bronze), gewiss das Weihgeschenk eines Augenkranken. Es haben sich wenigstens in Marmor zahlreiche Platten mit zwei Augen und Weihinschriften darauf erhalten, die uns berechtigen, für diese Bronze dasselbe vorauszusetzen." Und 1332: „Ein Fuss (aus Bronze) mit der Sandale bekleidet und mit einem Ring zum Aufhängen versehen. Dieser Fuss ist wohl nicht das Dankgeschenk eines Fusskranken, sondern vielmehr eines Reisenden nach glücklich überstandener Reise. Es ist eine durch Inschriften bezeugte Sitte, dass Wallfahrer, nachdem sie glücklich am Ziel ihrer Wallfahrt angekommen, dem Heiligtum einen Fuss von geringerem oder kostbarerem Material schenkten." Weiter 1332a: „Eine Fusssohle mit der Inschrift: Spes in Deo. Das offenbar christliche Weihgeschenk ist gewiss ebenso zu verstehen, wie die erwähnten heidnischen. Die heidnische Sitte dauerte eben, wie so manche andere, im Christentum fort."

Weiter handelt der Verfasser (S. 282) auch über die Votivhände. Er findet es begreiflich, dass diese Hände nur rechte sind, weil die Rechte das Gelöbnis ablegte. Das mag für jene mit Inschriften versehenen Hände seine Geltung haben, für

alle gewiss nicht. Viele Hände sind doch von Kranken geopfert, überdies sind auch linke darunter. Die beiden Hände meiner kleinen Sammlung sind linke. Ich werde bei Gelegenheit der Besprechung der Hände auf die bezügliche Litteratur (Jahn, Berlin) nochmals zurückkommen.

Menschliche Körper mit sichtbaren Eingeweiden, einzelne Körperteile u. s. w. als Weihgeschenke sind bei Friederichs nicht erwähnt.

Bei Friedländer (Darstellungen aus der Sittengeschichte Roms in der Zeit von Augustus bis zum Ausgang des Antonius, 6. Auflage, 3 Teile, Leipzig 1889) und bei Preller-Jordan (Römische Mythologie, 3. Auflage, 2 Bände, Leipzig 1881) habe ich vergeblich Belehrungen über die allgemeinen Verhältnisse in Betreff der Weihgeschenke gesucht.

Eine sehr gründliche Zusammenstellung der Kenntnisse über Weihgaben liefert Homolle in dem Artikel „Donarium" des Dictionnaire des antiquités Grecques et Romaines par Daremberg et Saylio, Paris 1892, Tome II. Allein in Betreff der Figuren, die als Weihgeschenke dargebracht wurden, ist der Autor sehr kurz. Die betreffende Stelle lautet (S. 375):

„Une catégorie intéressante des figures et de basreliefs, et qui a un caractère religieux beaucoup plus qu'artistique, est formée par les représentations de membres miraculeusement guéris. Yeux, oreilles, poitrines, seins (fig. 2540), ventres, parties sexuelles, bras et mains (fig. 2541 et 2540), jambes et pieds se sont trouvés un peu partout, en particulier dans les sanctuaires des dieux médecins. Ne pouvant offrir le membre lui-même, on en offrait l'image."

Interessant ist, dass der Verfasser auch das Haupthaar von Frauen — aber nur in einem Reliefbild — als Weihgeschenk beobachtet hat. Fig. 2543 sind zwei lange Haarzöpfe abgebildet, und dazu heisst es: „L'offrande de la chevelure est quelquefois représentée dans les basreliefs."

Unrichtig ist nach meiner Ansicht, dass nur die Geheilten ihrem Gott oder ihrem Arzt Gliedmassen weihten. —

Es giebt eine grosse Anzahl Einzel-Abhandlungen, vor allem Fundberichte, in denen gelegentlich von Weihgeschenken die Rede ist; alle diese anzuführen, steht ausserhalb meiner Kräfte, auf einzelne Abhandlungen komme ich bei den später folgenden Beschreibungen zurück.

Nur eine solche Abhandlung muss ich hier anführen, weil ich später wiederholt auf einzelne Angaben derselben zurückkommen werde; nämlich die Abhandlung von Dr. O. Rossbach-Königsberg i. Pr.: „Das Diana-Heiligtum in Nemi" (Verhandlungen der 40. Versammlung deutscher Philologen und Schulmänner in Görlitz vom 2.—5. Oktober 1889, Leipzig 1890, S. 149—164, mit 2 Tafeln photograph. Abbildungen). Man vergleiche dabei auch den Aufsatz von Rossbach: „Scavi presso Nemi" im Bulletino dell' Istituto di correspondenza archeologica per l' anno 1885, Roma 1885 (S. 149—157). Ausserdem hat mir Herr Kollege Rossbach gütigst eine Tafel (bez. Nr. 5) mit photographischen Abbildungen zu Gebote gestellt, die die in Nemi gefundenen Sachen illustriert.

Ich setze die auf die Weihgeschenke bezügliche Stelle wörtlich hierher.

„Ausserordentlich gross ist die Zahl kleiner Terracotten, welche sicher als Weihgeschenke anzusehen sind. Ich habe bereits an einer andern Stelle hervorgehoben, dass sie nach Material und Technik in zwei Klassen zerfallen. Die Stücke der ersten Klasse zeigen einen ziemlich groben, dunkelroten oder braunen Thon und wenig sorgsame Ausführung. Den dargestellten Gegenständen nach stehen sie in der engsten Beziehung zu dem Kult der Diana. Dass sie in Nemi vornehmlich als Lucina verehrt wurde, zeigen die Vulven und Phalli, die in grosser Anzahl zu Tage getreten sind, die Statuetten von sitzenden Müttern mit Wickelkindern auf dem Arme und andern

ähnlichen Darstellungen. Aus der Geburtsgöttin wurde aber auch eine Heilgöttin aller möglichen Krankheiten. Darauf bezieht sich die Weihung verschiedener Körperteile: Beine, Füsse, Hände, halbe Masken mit Nasen und Augen, auch Körper ohne Arme und Beine. Besondere Erwähnung verdient eine weibliche Figur in langem Gewande, deren geöffnete Brust und Oberleib die Eingeweide erkennen lassen. In grosser Menge haben sich ferner ziemlich grosse, innen hohle, männliche und weibliche Köpfe gefunden, die mit den damit zusammenhängenden Hälsen und Schultern besonders gearbeitet und nicht zur Befestigung auf einem Körper bestimmt waren. Einige derselben sind recht roh und ungeschickt ausgeführt, andere dagegen zeigen eine sorgfältige Arbeit. Sowohl Männer wie Frauen sind in jugendlichem Alter dargestellt. Die letzteren haben immer ideale Züge und sind in einigen Fällen mit einem den Hinterkopf verhüllenden Schleier versehen. Die männlichen Köpfe sind immer unbärtig, sodass man sich veranlasst sehen könnte, an Porträts zu denken. Die Rückseite aller dieser Köpfe ist glatt gelassen und wird von der Vorderseite durch ein diademartiges, gleichfalls unbearbeitetes Thonstück getrennt, welches in allen unbeschädigten Exemplaren bis auf die Schultern hinabgeht. Seine Entstehung verdankt es vielleicht nur technischen Rücksichten, da es die Verbindung der besonders gearbeiteten Vorder- und Rückseite sehr erleichterte. Vielleicht darf man in diesen eigentümlichen, in ähnlicher Gestalt auch in Rom bei der Tiberregulierung gefundenen Bildungen Surrogate für Porträtstatuen der Weihenden erkennen. Alle bis jetzt erwähnten Typen sind offenbar Produkte lokaler Technik.“ — (Die Terracotten der zweiten Klasse, die, wie es scheint, keine Weihgeschenke sind, lasse ich beiseite.)

Es ist sehr zu bedauern, dass der geehrte Verfasser zu einer ausführlichen Beschreibung seiner damaligen Fundgegenstände nicht gekommen ist; um so mehr bedauerlich, als die damals

in Nemi aufgedeckten Altertümer in alle vier Weltgegenden zerstreut worden sind!

Dass sich auch in der Litteratur über griechische Altertümer mancherlei über Weihgaben finden muss, ist ausser Zweifel — allein ich kann nicht darauf eingehen, nur einige wenige Notizen mögen Platz finden, um darzuthun, dass auch die griechischen Weihgaben herangezogen werden müssten, um zu allgemeinen Ergebnissen zu gelangen.

In dem berühmten Buch von General Louis Palma di Cesarola „Cyprus, its ancient cities, tombs and temples", London 1877, findet sich S. 158 eine Reihe Weihgeschenke, die aus Golgoi stammen, abgebildet. Dazu macht der Verfasser folgende Bemerkung: „These were also a number of votive offerings, representing eyes, ears, noses, faces, lips, thumbs, feet and other portions of the human body, rudely carved in stone, showing them to be from the poover classes, not unlikely the lepers, of whom there are still some in the island, and of whom I shall have occasion to speak afterwards. These offerings were all found in one spot, as is placed before an altar or some particular divinity supposed to possess the power of preventing or healing certain diseases." — Die beigefügten Bilder stellen dar: Gesichter, Augen, Ohren, einen Finger — ein Bild vermag ich nicht zu deuten; — leider hat der Verfasser keine Erklärung der einzelnen Abbildungen geliefert.

Einige Bemerkungen über Weihgeschenke giebt auch A. Conze, „Reise nach der Insel Lesbos", Hannover 1865, S. 31 ff. Die Bemerkungen beziehen sich auf Füsse und werden später bei Gelegenheit der Einzelbeschreibungen berücksichtigt werden.

Die Weihgeschenke, die den Göttern dargebracht wurden, sind ebenso mannigfach und mannigfaltig, wie die Beweggründe, um derentwillen die Weihegaben in Anwendung kamen.

Von den Beweggründen müssen wir vollständig absehen; nur in seltenen Fällen liegen schriftliche Äusserungen den Geschenken bei — wir können uns nur an die Weihegaben selbst halten.

Wie sind dieselben zu ordnen?

Eine allgemeine Beschreibung, eine zusammenfassende Darstellung der alt-italischen Weihgaben ist mir nicht bekannt: es scheint keine solche allgemeine Geschichte der Weihgeschenke zu geben. Für die griechischen Weihgeschenke dagegen liegt eine derartige Arbeit von E. Reisch (Wien 1890) vor. Auch eine Abhandlung von A. Körte berücksichtigt die griechischen Weihgeschenke. Bei der ausserordentlich nahen Verwandtschaft der griechischen und alt-italischen Sitten und Gebräuche dürfte es doch gestattet sein, an die Äusserungen von Reisch und Körte hier anzuknüpfen.

Emil Reisch (Griechische Weihgeschenke, mit 14 Abbildungen im Text, Wien 1890, Heft VIII der Abhandlungen des archäologisch-epigraphischen Seminars der Universität Wien) giebt zuerst einiges „über Ursprung, Bedeutung und Typus der Weihgeschenke“ (l. c. S. 1—20). Diesem Kapitel entnehme ich folgende Sätze:

„Wenn es uns darauf ankommt, die ungeheure Masse der Weihgeschenke zum Behuf weiterer Untersuchungen über ihre lokale Verbreitung, Art der Verwendung, zeitliche Entwickelung nach einheitlichem Gesichtspunkte zu gliedern, so werden wir als Einteilungsgrund nicht jene vieldeutige, oft versteckte und unerforschliche Grundlage, sondern vielmehr die thatsächlichen augenfälligen Gegenstände der Anathemen, ihre Typik im weitesten Sinne des Wortes, wählen müssen. Material und Kunstart spielen dabei keine Rolle, sie hängen nur von dem persönlichen Geschmack und Reichtum des Stifters ab, ohne an dem gedanklichen Inhalt des Weihgeschenkes etwas zu ändern. So

äusserlich also die Gruppierung der Anathemen nach Gegenständen scheinen mag, so hat sie doch ihre innere Berechtigung darin, dass ja auch nach der Anschauung der Geber ein Hauptgewicht der Bedeutung auf Inhalt und Gegenstand der Weihegaben fällt."

Der Gedanke, den der Verfasser hier ausspricht, ist meiner Ansicht nach vollkommen richtig, nur hätte ich gewünscht, dass derselbe schärfer ausgesprochen worden wäre. Überdies finde ich das Wort „Typik" nicht sehr geeignet zur Bezeichnung der „thatsächlichen augenfälligen Gegenstände" der Anathemen. Wir kommen wohl auch ohne solche unbequeme Fremdwörter zu einem richtigen Verständnis.

Denn was will der Verfasser? Er will — was vollkommen richtig ist — die Anatheme, die Weihegaben selbst (die Gegenstände) in verschiedene Ordnungen bringen und von den unbekannten Beweggründen absehen.

In welcher Weise thut Reisch dies? Er schreibt: „Indem wir a potiori beginnen, können wir im wesentlichen folgende drei gegenständlich verschiedene Gruppen von Anathemen aufstellen:

1. Anatheme, in denen die Gottheit allein oder im Verkehr mit den Menschen dargestellt ist;

2. Anatheme, die ihren Inhalt dem Kreise des menschlichen Lebens entlehnen;

3. solche, die Gegenstände des göttlichen oder menschlichen Besitzes oder Gebrauchs (Tiere, Gebäude, Geräte, Schmuck u. s. w.) im Original oder Abbild zum Objekt haben."

Im weiteren sagt der Verfasser:

„Die erste Gruppe umfasst natürlich die Darstellungen nicht allein der oberen Götter, sondern auch der Heroen und heroisierten Verstorbenen, die inhaltlich und typisch von jenen nicht zu trennen sind." Die Untergruppe kann ich beiseite lassen. — Dann heisst es weiter (l. c. S. 19): „Ähnliche Gruppen lassen

sich auch bei jenen andern Klassen von Weihgeschenken unterscheiden, welche ihren Inhalt den Vorgängen des menschlichen Lebens entnehmen." Und zuletzt (l. c. S. 30): „Über die dritte Gruppe von Anathemen wird es erlaubt sein, kurz zu sein. Hierher gehören, wie wir oben erwähnt haben, die geweihten Tiere, die als Haustiere, als Lieblingstiere der Götter, als Opfertiere, endlich als Symbole dargebracht werden können. Hierher gehören ferner die konsekrierten Bäume und Haine, die heiligen Häuser, Tempel und Altäre, und alle die tausendfältigen Gegenstände des täglichen Lebens (und ihre Abbilder), deren jeder unter gewissen Verhältnissen Wert und Bedeutung als Anathema gewinnen kann."

Gegen das Grundprinzip dieser Einteilung habe ich nichts einzuwenden, wohl aber gegen die Fassung.

Wo sollten bei dieser Einteilung die zahlreichen Körperteile des Menschen (Arme, Beine, Brüste u. s. w.) ihren Platz finden? Wir müssen, um dieselben einzuordnen, sie in die zweite Gruppe bringen: in die der Anathemen, die ihren Inhalt dem „Kreise des menschlichen Lebens" entlehnen.

Aber ist das richtig ausgedrückt? Handelt es sich denn wirklich um den Kreis des menschlichen Lebens? — Keineswegs.

Vielleicht sind dem Verfasser jene den Mediziner ganz besonders interessierenden Körperteile zu gering erschienen, um sie zu erwähnen — ich habe in seiner Abhandlung nichts gefunden, was darauf sich bezieht.

Allein ich wiederhole es nochmals: Ich billige das Prinzip der Einteilung und eigne mir dasselbe an. Ich teile alle Weihegaben zunächst in drei Hauptgruppen, die mit denen Reischs durchaus zusammenfallen, nur von mir anders — kürzer — benannt werden:

1. Götterbilder,
2. Menschenbilder,
3. Sachen.

Hierdurch habe ich die Möglichkeit, die einzelnen Körperteile und Körperorgane ohne weiteres der zweiten Gruppe einzureihen. — Allein die Götter erscheinen nur in der Gestalt von Menschen — oft ist es, auch den Philologen und Archäologen, nicht möglich zu entscheiden, ob eine bestimmte Figur einen Gott oder einen Menschen darstellen soll. Dem Anatomen ist ein solcher Unterschied — gleichgültig.

Ich finde im Anschluss hieran einen Grund, die von Reisch versuchte Einteilung der Weihgaben noch mehr zu vereinfachen. Ich unterscheide nur zwei grosse Hauptgruppen von Weihgaben:

I. Weihgaben, die den menschlichen Körper oder Teile desselben darstellen.

Es ist vielleicht gestattet, mit Rücksicht auf Reischs richtige Angabe, dass Götter und Menschen in Betracht zu ziehen sind, den Ausdruck „Person" zu brauchen; Weihgaben, welche „Personen" darstellen.

II. Weihgaben, welche „Sachen" darstellen.

Der Gegensatz der beiden Gruppen ist dann kurz durch die Worte persona und res ausgedrückt.

Ehe ich diese meine Einteilung weiter ausführe, muss ich in Kürze auch der Einteilung von A. Körte gedenken.

A. Körte hat einen interessanten Aufsatz: Bezirk eines Heilgottes (Mitteilungen des k. d. Archäologischen Instituts. Athen. Abteilung Bd. XVIII, 1893. Athen 1893. S. 231 ff.) verfasst. Ohne hier auf den Inhalt dieses für die Geschichte der Medizin sehr wichtigen Aufsatzes näher einzugehen, sei nur hervorgehoben, dass Körte drei Klassen Weihgaben unterscheidet.

1. Die schlichteste Form ist die einfache Nachbildung des geheilten Gliedes, eine Form des Dankes gegen die Gottheit, die sich bis auf unsere Tage erhalten hat. Solche Glieder aus Gold

und Silber zählen die Inventare aller Heiligtümer und Heilgötter in Menge auf.

2. Eine zweite Form ist, dass der Geheilte sich und die Seinen darstellt, wie sie dem Gott ihren Dank durch Opfer und Anbetung bezeigen. Dahin gehört die überwiegende Mehrzahl der in dem grossen Asklepeion am Süd-Abhang der Burg gefundenen Reliquien.

3. Endlich wurde zuweilen die Heilung durch den Gott selbst dargestellt.

Diese von Körte gelieferte Einteilung der Weihgaben in drei Klassen mag für gewisse Heiligtümer ihre Berechtigung haben, — im allgemeinen reicht die Einteilung nicht aus. Ich muss diese Behauptung näher begründen: Körte meint, dass die einfachste Form der Weihgaben eine Nachbildung der geheilten Glieder sei. Es ist gewiss möglich, dass alle jene Körperteile, die wir finden, Arme, Hände, Füsse u. s. w. geheilte Glieder bedeuten sollen, aber wahrscheinlich ist es nicht. Es ist das nicht in der menschlichen Natur begründet, dem Gotte für die stattgehabte Heilung durch Darbringung eines gesundeten Körperteils, d. h. eines Geschenks, zu danken. Dass die Kranken damals Bilder ihrer kranken Glieder darbrachten, unterliegt keinem Zweifel. Körte führt ein vortreffliches Beispiel an, das kranke Bein mit der „Krampfader" (Erweiterung der Venen). Jene Bilder, die Körte als „geheilte" Glieder ansieht, z. B. Ohren, Augen u. s. w. sind gewiss Darbringungen solcher Personen, die an kranken Ohren und Augen litten. Die betreffenden Personen kannten ihre Einzel-Leiden nicht, sie konnten deshalb das Leiden selbst nicht darstellen; sie opferten ein Bild des entsprechenden Organs, um den Gott, der ihr Arzt war, an ihr Leiden zu erinnern — dann gingen sie gewiss nach Hause. Der Kranke geht heute wie damals zum Arzt, der Geheilte nicht.

Ferner ist daran zu erinnern, dass viele Weihgaben nicht von Kranken dargebracht wurden, sondern von Gesunden, z. B. Fussbilder, nach glücklich zurückgelegter Reise.

Allendlich lassen sich die „Sachen", welche dargebracht wurden, in die dritte Klasse Körtes nicht einordnen.

Die Abhandlung Körtes ist aber in medizinischer Beziehung dennoch von Interesse, weil sie uns das Bild eines kranken Beins liefert. Körte fand ein Haut-Relief, das er in folgender Weise beschreibt:

„Ein nach links stehender bärtiger Mann umfasst, den Oberkörper etwas vorgebeugt, mit beiden Händen ein kolossales Bein, das vor ihm auf dem Boden steht und ihm bis an die Brust reicht. Seine beiden Füsse stehen mit der ganzen Sohle auf dem Boden auf, der rechte ist etwas vorgestreckt." — — Nachdem die Kleidung und Haartracht ausführlich beschrieben, heisst es weiter: „Man könnte versucht sein, den Mann wegen seiner Haartracht für den Heilgott selbst zu halten, aber die Grösse des vor ihm stehenden Beines verbietet das; unmöglich kann der Gott kleiner dargestellt sein, als etwa ein Weihgeschenk in seinem Heiligtum. An dem Kolossal-Bein tritt sehr auffallend eine starke Ader hervor, die sich von der linken Hand des Mannes bis zum Knöchel erstreckt; ohne Zweifel soll sie das Leiden andeuten, von dem der Kranke durch den Gott befreit wurde — er litt eben an Krampfadern. Dass die Scene im Heiligtume spielt, lehren die beiden Füsse, welche von dem Beine links in einer Nische aufgestellt und ebenfalls als Weihgaben aufzufassen sind." — Wir haben somit in diesem Motivbild die Darstellung einer krankhaft entwickelten Hautvene, einer Venen-Erweiterung (im Volk als Krampfader bezeichnet). Die damit behaftete Person, wahrscheinlich der neben dem Bein stehende Mann hat das Bild seines kranken Beines dem Gott dargebracht. Der Mann ist nicht geheilt

worden — solche Leiden waren damals vollkommen unheilbar sie sind es auch zum Teil heute noch.

Nicht die Bilder der geheilten Glieder wurden als Weihgaben dargebracht, sondern die Bilder der krankhaften Glieder und Organe.

Ich scheide alle Weihgaben oder Weihgeschenke in zwei grosse Gruppen, insofern die Gaben entweder Personen oder Sachen darstellen.

I. Die Sachen (res) können sehr verschiedene sein: Gebäude oder Geld, Tiere oder Schmuck, Waffen oder Hausgerät. Alle diese Dinge liegen ausserhalb meines Arbeitsbezirks.

II. Personen (und Personenbilder). Ich fasse alle Weihgaben, die menschliche Körper oder deren Teile darstellen, unter dem Namen „Personen“ zusammen, einmal, weil ich dabei keinen Unterschied zwischen Götter- und Menschenbildern machen kann, und ferner, weil damit der Gegensatz zu den Sachen kurz ausgedrückt ist. Ich könnte vielleicht auch den Ausdruck Menschenbilder und Götterbilder brauchen, weil ich all die Weihgaben, in denen die menschliche Figur uns entgegentritt, zusammenfasse. Genau genommen, ist ein Bild, das eine Person darstellt, auch eine Sache, ob es ein behauenes Bild (Statue) oder ein gemaltes Bild (Gemälde) ist. Aber alle Weihgeschenke sind doch eigentlich Sachen. Ich nehme alle diejenigen Gegenstände heraus, die eben „Menschliches“ darstellen.

Selbstverständlich gehören nach dieser Auffassung scenische Darstellungen (Reliefbilder) Gruppen und Figuren, behauene Bilder (Statuen-Figuren) auch in diese Gruppe hinein.

Ich unterscheide danach ferner:

1. Darstellungen (Bilder) ganzer und unversehrter menschlicher Körper — ganz einerlei, ob es scenische Darstellungen (Reliefbilder), Gruppen von Figuren oder einzelne Figuren sind.

2. Darstellungen einzelner Teile des menschlichen Körpers, äussere wie innere (Eingeweide).

Bei dieser meiner Einteilung kann ich die Motive der Darbringung völlig beiseite lassen; auch auf das Material brauche ich gar keine Rücksicht zu nehmen — es ist einzig und allein die Form des Dargestellten — der Gegenstand selbst.

Die erste Gruppe der Personen-Darstellungen, die Bilder ganzer unversehrter Menschen oder Götter — bekleideter und unbekleideter — kann ich beiseite lassen; bei ihnen tritt das archäologische Interesse in den Vordergrund, das medizinische Interesse in den Hintergrund. Diese Figuren, ob einfache oder in Gruppen, in Reliefbildern dargestellte, haben hervorragendes Interesse für Künstler, Archäologen und Philologen. Auch der Mediziner kann aus diesen Figuren, insbesondere aus den scenischen Darstellungen, viel lernen, insbesondere, was die Geschichte der Medizin betrifft. Ich erinnere an die scenischen Darstellungen, wo kranke Menschen und Hülfe leistende Ärzte (Götter) nebeneinander abgebildet sind. Ich erinnere an die Darstellungen von Wickelkindern, an denen der Arzt mancherlei studieren kann, an die Darstellungen der Fussbekleidungen u. s. w.

Aber alle die medizinischen Betrachtungen, welche sich hier an diese Art der Weihgaben anknüpfen liessen, mögen beiseite bleiben.

Ich lenke die Aufmerksamkeit nun auf die zweite Gruppe, auf die bildliche Darstellung einzelner — äusserer wie innerer — Körperteile des Menschen. Freilich bin ich genötigt, bei dieser Gruppierung auch die Figuren von Menschen in den Kreis dieser Gruppe hineinzuziehen, die eine geöffnete Leibeshöhle zeigen. — Aber mit Rücksicht hierauf habe ich in der ersten Gruppe von „unversehrten" Körpern gesprochen. Überdies haben die Körper mit geöffneter

Leibeshöhle keine Köpfe — vielleicht sind dieselben nur verloren gegangen, vielleicht haben sie niemals Köpfe besessen.

Ich unterscheide:

1. Köpfe, und zwar: a) halbe,
   b) ganze;

2. Gesichter und einzelne Teile des Gesichts:
   a) ganze Gesichter (Masken),
   b) halbe Gesichter (Halbmasken),
   c) Augen,
   d) Nasen,
   e) Lippen,
   f) Ohren;

3. Arme und Hände;
4. Beine und Füsse;
5. Einzelne Skeletteile;
6. Eingeweide:
   a) Rümpfe, an denen Eingeweide sichtbar sind,
   b) Eingeweide-Gruppen, (Eingeweidetafeln).
   c) einzelne Eingeweide;

7. Geschlechtsorgane.

Als Material für meine Untersuchungen dienten mir:

1. Die Sammlungen (Magazin) des Museo nazionale in Rom (Museo delle Terme); hier befinden sich die Weihgeschenke, die auf der Tiber-Insel in Rom gefunden worden sind.

2. Die Sammlungen des Magazzino archeologico in Rom, im Orto botanico; Gegenstände, die bei Ausgrabung eines Minerva-Tempels entdeckt worden sind.

3. Die Sammlungen (Magazin) des etruskischen Museums in der Villa di Papa Giulio in Rom: Weihgaben aus Civita Lavinia und Civita Castellanea.

4. eine Anzahl Altertümer, die aus Veji stammen. —

Dass auch ausserhalb Rom, in den Museen anderer italienischer Städte, z. B. in Florenz, in Piacenza, in Modena u. s. w. viele alt-italische Altertümer, insbesondere Weihgaben, sich befinden, ist mir wohl bekannt. Es war mir aber in einem Frühjahr nicht möglich, alle italienischen Museen zu besuchen. Für das Studium der Weihgaben aber genügten auch zunächst die reichen Schätze der römischen Museen. — Es ist ferner aber auch sicher, dass viele alt-italische Altertümer, z. B. die aus Nemi und Veji stammenden Gegenstände, nach Deutschland, Frankreich, England und Amerika fortgeführt worden sind und hier in einzelnen Museen aufbewahrt werden. Ich habe bis jetzt nur erfahren, dass in Bonn zwei Stücke aus Veji sind, dass in Berlin viele Weihgeschenke in Museen vorhanden. — Ich hoffe, dass infolge der vorliegenden Arbeit es möglich sein wird, zu ermitteln, wo sich alt-italische Weihgaben befinden.

1. Die Köpfe.

Über die Köpfe, sowohl die halben wie die ganzen, kann ich kurz hinweggehen. Es ist bekannt, dass bei allen zu Weihgeschenken bestimmten Köpfen nur der vordere (Gesichts-) Teil künstlerisch ausgeführt ist; der hintere Teil ist nicht modellirt, sondern unausgeführt geblieben. Die Köpfe sind hohl, an der hinteren Fläche befindet sich ein Loch, sodass die Köpfe aufgehängt werden konnten. (Taf. I/II, Figg. 1, 2).

Die halben Köpfe sind die Hälften eines ganzen Kopfes, der durch einen medialen Sagittalschnitt (Medianschnitt) zerlegt worden ist. Es sind entweder rechte oder linke Kopfhälften. Auch bei diesen halben Köpfen ist, wie bei den ganzen, nur der Gesichtsteil künstlerisch ausgeführt; der hintere Teil ist glatt. Das Loch zum Aufhängen befindet sich an der Schnittfläche.

Die Köpfe sind verschieden gestaltet, einander ähnlich, aber nicht gleich; sowohl die Gesichtsbildungen, wie die Haartrachten

sind verschieden. Auffallend ist es mir gewesen, dass ich keinen bärtigen Kopf gefunden habe, doch zweifle ich nicht, dass solche vorkommen. — Die Gesichtszüge sind meist sehr charakteristisch, sodass man vielfach annehmen darf, es handle sich um Porträts

Vielleicht liesse sich durch Untersuchung einer grossen Menge der an einem und demselben Ort gefundenen Köpfe etwas über die Rasse des Volks ermitteln, dessen Vertreter die Weihgaben darbrachten.

Köpfe mit krankhaften Veränderungen habe ich nicht zu Gesicht bekommen. Doch ist wohl nicht zu bezweifeln dass auch solche Bilder vorkommen. In einem Museum in Rom — leider konnte ich nicht ermitteln, in welchem — soll die Darstellung eines kranken Kopfes sich befinden.

Warum wurden Köpfe als Weihgaben dargebracht? Wer werde durch die Köpfe dargestellt? Die Darbringer selbst? Was für ein Unterschied bestand im Darbringen halber und ganzer Köpfe? Litten die Darbringer vielleicht an Kopfschmerzen? Vielleicht an halbseitigen Kopfschmerzen (Hemicranie)?

Geben die Inschriften, die gelegentlich mit den Köpfen zusammen zu finden sind, auf diese Fragen Antwort?

2. Gesichter und Teile des Gesichts.

Über diese Stücke habe ich nur wenig zu berichten. Es kommen wie bemerkt, ganze Gesichter (Gesichtsmasken) vor, an denen die Stirn, die Augen die Nase und der Mund sichtbar sind. Es kommen Halbmasken vor mit Stirn, Augen und Nase. Es kommen einzelne Gesichtsteile, einzelne Augen, Lippen (Mund), Ohren vor, und ebenso auch Stücke, an denen zwei Augen, zwei Ohren — erkennbar sind. Unter den Stücken, die ich gesehen habe, waren keine Nasen, aber es sollen auch einzelne Nasen vorkommen; — krankhaft veränderte Gesichter oder Gesichtsteile habe ich nicht gesehen.

In Bezug auf die Frage, warum die genannten Teile als Weihgaben dargebracht wurden, vermag ich nichts zu antworten. Ich vermute, dass auch hier die Erkrankung der betreffenden Organe das Motiv der Darbringung war. Ohrenkranke brachten Ohren, Augenkranke Augen dar.

3. Arme und Hände.

Einzelne Arme habe ich nicht gesehen, aber es ist vielfach über ihr Vorkommen berichtet worden, ebenso über das Vorkommen einzelner Finger. Ich habe nur Hände, rechte wie linke, in grosser Menge gesehen. Gewöhnlich sind alle 5 Finger in gestreckter Lage, (Taf. I/II, Fig. 3) in der Hohlhandfläche sind die bekannten Linien deutlich sichtbar, an der Rückenfläche die Nägel; an einzelnen Händen sind sowohl die Nägel wie die Linien deutlich dargestellt, gewöhnlich aber ist aber nur eine oder die andere Fläche genau ausgeführt, die entgegengesetze glatt.

Unter allen Händen, die ich zu Gesicht bekommen, ist nur eine einzige, die ein medizinisches Interesse beansprucht: eine linke Hand mit einer grossen Geschwulst des Handtellers (Taf. I/II, Fig. 4). Auf solche Stücke insbesondere gründe ich meine Behauptung, dass die Darbringer der Weihgeschenke Bilder der kranken Organe den Heilgöttern weihten. Hände und Füsse, die mit Symbolen und Inschriften bedeckt waren, habe ich nicht gesehen. Wahrscheinlich wurden solche Hände nicht aus Thon fabriziert, sondern aus Metall.

Vortreffliche Abbildungen solcher mit Symbolen bedeckten Hände finden sich in Michaeli Angeli Causei de la Chausse Parisensis dissertatio I des vasis — — et de manibus aeneis Tab. XI—XVI. (G. Graevii thesaurus. Tome XII. 1699. pag. 948—971).

Einige Autoren, z. B. Friedrich, scheinen zu glauben, dass alle Hände „Votivhände“ sind, d. h. dass die Hände

als Zeichen eines Gelöbnisses dargebracht wurden. Das mag Geltung haben für alle die Hände, die die Geste des Schwurs zeigen — das sind rechte Hände, wie sie abgebildet sind in der oben citierten alten Dissertation. Aber das gilt keineswegs für alle Hände, jedenfalls nicht für die aus Thon geformten Hände, unter denen sich auch viele linke befinden.

Eine Zusammenstellung der bekannten Votivhände giebt Prof. Dr. F. Becker—Frankfurt a. M. (Die Heddernheimer Votivhand, eine römische Bronze aus der Roemer-Büchner-schen Sammlung, Frankfurt a. M. 1881. Mit einer lithogr. Tafel). Ein Eingehen auf diese an vielen interessanten Details reiche Abhandlung steht mir nicht zu. Nur gegen eine Behauptung muss ich mich direkt wenden. Der gelehrte Verfasser giebt eine zusammenfassende allgemeine Beschreibung der Votiv hand, und sagt darin: „Dieselbe Mannigfaltigkeit beurkundet sich auch in der Grösse, welche teils die natürliche ist, wie bei der Heddernheimer (Nr. 30), teils mehr oder weniger unter derselben bleibt, wiewohl hinwieder alle, sich nicht allein als rechte, sondern auch als weibliche Hände ausweisen — Dr. Meyer (Votivhand von Avenches a. a. O. S. 31) hat die Vermutung ausgesprochen, dass wohl alle Votivhände Frauenhände darstellen sollen. Und wiewohl leider einerseits die Berichterstatter darüber keine näheren Anhaltspunkte geben, andererseits die meisten Abbildungen ungenügend sind, so berechtigen wenigstens die Votivhände von St. Bernhard aus Avenches, Wien, Darmstadt und Heddernheim, wohl auch einige aus Italien durch die unverkennbare Zartheit, Weiche, zierliche Runde und Fülle ihres Baues und ihrer Formen zu dieser Annahme, die wohl noch weitere Bekräftigung finden wird.“ — Und weiter unten heisst es (l. c. S. 18): „Die weitaus grösste Anzahl der Votivhände aber zeigt übereinstimmend: Daumen, Zeige- und Mittelfinger gerade aufrecht stehend, die beiden kleinsten dagegen einge-

zogen; es ist die Haltung der Finger der Gelobenden, wie noch jetzt die der Schwörenden und der segnenden Priester: nur die rechte Hand aber ist die Schwurhand."

Es unterliegt gewiss keinem Zweifel, dass die mit Symbolen bedeckte und in der Haltung der Schwurhand befindliche rechte Vorderhand als Schwurhand oder Gelöbnishand aufgefasst werden müsse — aber warum sollen deshalb alle Hände rechte sein? Es giebt doch thatsächlich auch linke Votivhände, welche nicht die Haltung der Schwurhand zeigen.

Warum nun aber gar alle Votivhände weibliche sein sollen? Das ist ganz unverständlich. Was die Beweggründe anbetrifft, so ist es doch gar nicht einzusehen, warum die Männer keine Veranlassung gehabt haben sollen, etwas zu geloben und zu schwören.

Und nun will der gelehrte Verfasser, der doch Philologe und Archäologe ist, aus der äusseren Betrachtung der Hand — einer Modellhand aus Metall — bestimmen, dass alle Hände weibliche sein sollen? Giebt es denn so sichere Unterschiede der weiblichen und männlichen Hände? frage ich den Herrn Verfasser. Die Ärzte und Anatomen würden wohl kaum so ohne weiteres eine weibliche von einer männlichen Hand unterscheiden. — Ob der Herr Verfasser eine Probe gemacht hat? Ob er es übernimmt, an einer Reihe von Leichenhänden mit Sicherheit die Diagnose zu stellen, ob er weibliche oder männliche Hände vor sich hat? Ich glaube — — schwerlich!

Darum behaupte ich: Die Votivhände sind sowohl rechte wie linke; die Finger sind in verschiedenen Stellungen, gestreckt oder gekrümmt (eingeschlagen); es sind Hände und weiter nichts. Ob die Hand von einem Manne oder einer Frau geweiht wurde, lässt sich der Hand nicht ansehen.

Es wäre eine fernere Aufgabe für einen Mediziner, insbesondere für einen Anthropologen, alle Votivhände, thönerne wie metallene, auf ihre anatomischen Eigentümlichkeiten zu unter-

suchen, zu prüfen ob sich bestimmte Typen wiederholen, schliesslich Messungen anzustellen in Betreff der beziehungsweisen Länge des Zeigefingers und des Ringfingers.

Wer sich für die Hände und die Füsse interessiert, findet viel Anziehendes in den Abhandlungen von O. Jahn: Über den Aberglauben des bösen Blicks bei den Alten. (Berichte der K. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, philol. arch. Klasse, den 17. Febr. 1855) und Ph. Echtermeyer „Abhandlung über Namen und symbolische Bedeutung der Finger bei den Griechen und Römern. (Halle 1835, Programm des K. Pädagogiums zu Halle).

4. Beine und Füsse.

Unter denjenigen Weihgeschenken, die ich gesehen, waren keine Beine, sondern nur Füsse. Die Füsse sind von verschiedener Grösse, rechte wie linke, die Nägel sind sehr deutlich ausgeführt; meist ist den Füssen eine Art Platte oder Sandale untergelegt. Krankhaft veränderte Füsse habe ich nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt.

Ich habe bereits im Eingang darauf hingewiesen, dass viele der Weihefüsse nicht aus Rücksicht auf Erkrankung dargebracht wurden, sondern als Erinnerung an eine glücklich überstandene Reise, die wohl als Fusswanderung zu denken ist.

Ich verweise dabei auf die jedenfalls hierher gehörigen „Fussschemata“ oder Fussabdrücke, die mit Inschriften versehen, auch als Weihegaben dargebracht wurden. Man vergleiche darüber: A. Conze, Reise nach der Insel Lesbos (Hannover 1885, S. 31 ff.).

Auch die Füsse könnten, wie die Hände, zum Gegenstand einer eingehenden wissenschaftlichen Untersuchung gemacht werden, wenn man die beziehungsweise Länge und Grösse der einzelnen Zehen, insbesondere die Länge und Grösse der zweiten

Zehe, die Tiefe der Spalten zwischen den Zehen und die Gestalt der kleinen Zehe berücksichtigen wollte.

5. Einzelne Skelettteile.

Sind einzelne Skelettteile — Knochen — resp. die Nachbildungen derselben, wirklich als Weihgaben nachgewiesen? Ich zweifle daran. — Freilich finden wir Nachbildungen von Skelettteilen oder Knochen von Tieren, — von Sprungbein (Os tali — Astragalus), aber diese Knochenbilder haben mit den Weihgeschenken nichts zu thun. Sie gehören deshalb gar nicht in den Kreis meiner Betrachtungen hinein. Vielleicht komme ich ein andermal darauf zurück.

Giebt es, so frage ich, Nachbildungen menschlicher Knochen als Weihegschenke? Ich antworte, dass ich keine kenne. Ich hätte diese Abteilung oder Gruppe von Weihgeschenken am liebsten beiseite gelassen, wenn ich nicht im Hinblick auf ein Stück, das auch als Weihgeschenk gilt, die Gruppe aufstellen musste.

Es giebt im Vatikanischen Museum (Gallerie der Staturen Nr. 384) einen aus Marmor gebildeten Brustkasten oder Brustkorb, in dem deutlich das Brustbein, Schlüsselbein, Rippen und daneben auch die ersten Lenden-Wirbel erkennbar sind (Taf. I/II, Fig. 6).

Was bedeutet dies Stück? Was stellt das Stück vor? — Das betreffende Stück ist unzweifelhaft allen Besuchern Roms, d. h. der vatikanischen Sammlungen, bekannt. Es steht in der Gallerie der Statuen und ist mit der Nr. 384 versehen. Ich verdanke der Güte meines verehrten Freundes Prof. E. Petersen eine Photographie (cf. Taf. I/II, Fig. 6).

Man erkennt das Brustbein (Sternum), man erkennt oben die beiden nahezu horizontal gelagerten Schlüsselbeine (Claviculae), die 12 Paare der Rippen, die Zwischenrippenräume,

man erkennt auch die ersten zwei Lenden-(Bauch)-Wirbel mit ihren wagerecht stehenden Fortsätzen (Rippen-Rudimenten). Auffällig ist, dass zwischen dem Schlüsselbein und der ersten Rippe ein breiter Zwischenraum sichtbar ist. Wollte man annehmen, dass dies wirklich der erste Interkostalraum sein sollte, dass demnach die erste Rippe — von der Clavicula bedeckt — gar nicht sichtbar ist, so kommt man in die Notwendigkeit, den zweiten Streifen als zweite Rippe aufzufassen, und hat dann zu viel Rippen und eine unregelmässige Befestigung der Rippen anzunehmen. Deshalb glaube ich, dass man wohl — mit Hintansetzung der anatomischen Genauigkeit — den ersten Streifen als Clavicula und den zweiten als erste Rippe anzusehen hat.

Hervorheben muss ich, dass der hintere Teil des Stückes flach und eben ist, wie abgebrochen aussieht — jedenfalls ist der Hinterteil nicht künstlerisch ausgeführt. Das Material ist Marmor.

Über dieses Stück habe ich folgende Notizen gefunden:

Im alten Katalog des Museums: Skelett eines Brustkastens — „frammento di anatomia". Höhe 0,315. Grobkörniger, weisser Marmor. Die Rückseite ist abgebrochen; da die Fläche rauh ist, ist es unsicher, ob der Rücken vorhanden war. Ebenso unsicher, ob der Unterkörper vorhanden war. Kopf und Hals haben augenscheinlich gefehlt. Die Oberfläche glatt, das Loch darin modern; jederseits 13 Rippen, ziemlich bestossen.

Braun (Ruinen und Museen Roms, Braunschweig 1854, S. 341) bezeichnet das betreffende Stück als ein anatomisches Präparat, ohne dasselbe näher zu beschreiben.

Tommaso Crudeli, Professor in Rom, äussert sich bei Gelegenheit (Bulletin dell' Inst. 1885, pag. 148/9) über dieses Stück folgendermassen: „Probabilmente va annoverato fra le

rappresentazioni votive anche l' altro marme illustrato del Braun, il quale porta nel catalogo del Vatican il n 384. Certo si è, che esso no può essere considerato come la copia di un preparato anatomico. Questo monumento rappresenta la faccia anteriora del costato di un uomo adulto. Vi si vede sulla linea mediana lo sterno ai due lati del quali vengeno al attacarsi le coste. Ma queste coste sono tredicci per parte, mentre l' uomo non ne ha che duodeci; ed anzi, di questi duodeci, solo dieci possono apparire nelle faccia anteriore del torace, perchè le ultime due sono troppo brevi per raggiungerli. Un errore così grossolano non permetto di attribuire alcuno scopo scientifico alla esecuzione di questo marmore.

Dass der Künstler — wie Tommaso Crudeli meint, — dem Thorax wirklich 13 Rippen jederseits gemacht hat, halte ich für unrichtig; es sind 12 Rippen jederseits, die oberste Spange jederseits soll die Clavicula darstellen. Diese Ansicht vertritt auch Helbig (Führer durch die öffentlichen Sammlungen Roms, I. Bd. 2. Aufl. Leipzig 1898, S. 141). Er sagt Nr. 382 u. 384: Vorderseite eines Thorax und ein geöffneter Leib. Die beiden Gegenstände scheinen wie ähnliche thönerne als Weihgeschenke für irgend welche Heilgötter gedient zu haben. Der Vorwurf, den man dem Bildhauer macht, dass er dem Thorax 13 Rippen statt 12 gegeben hat, ist ungerechtfertigt, denn die angebliche 13. Rippe soll offenbar das Schlüsselbein darstellen".

Helbig hat ganz recht; er durfte aber nicht sagen, dass die angebliche 13. Rippe das Schlüsselbein darstellen soll, sondern die angebliche erste Rippe; — Mediziner pflegen die Rippen von oben nach unten zu zählen, — doch das ändert nichts daran, dass Helbig gewiss recht hat. — Es ist sicher, dass es sich dabei nicht um die Nachbildung eines „anatomischen Präparats" (Braun) handelt.

Aber was bedeutet das Stück?

Unter der Voraussetzung, dass das betreffende Stück wirklich aus alter Zeit stammt, d. h. aus den letzten Jahrhunderten der vorchristlichen Zeit, stelle ich die Behauptung auf, dass das Stück gar kein Weihgeschenk ist. Es ist mir auffallend, dass keine Nachricht über Herkunft und Abstammung dieses Stückes existiert. Niemand weiss, wo dasselbe gefunden und wie es in die Vatikanische Sammlung gekommen ist. Überdies ist mir bemerkenswert, dass der hintere Teil, die Rückenfläche, nicht ausgeführt, sondern uneben ist (eigentlich ist der hintere Teil abgehauen oder abgebrochen). Es lässt sich aus dem vorliegenden Bruststück nicht bestimmen, wie viel an demselben fehlt.

Ich vermute daher — falls das Bruststück nicht doch aus einer viel späteren Zeit stammen sollte —, dass der uns erhaltene Teil vielleicht aus einem Sarkophag-Deckel oder einer Wand herausgebrochen ist.

Keinesfalls möchte ich das Bruststück für ein Weihgeschenk erklären, das vielleicht ein Kranker wegen irgend welchen Brustleidens dem Heilgott darbrachte — dazu sieht mir das Stück zu modern aus.

Da ich nicht anders kann, als diesen skelettierten Brustkorb für ein zweifelhaftes Stück zu halten, so sollte die offenbar für dies eine Stück gemachte Gruppe von Weihgeschenken lieber verschwinden.

Mögen die Archäologen und Philologen darüber das Endurteil abgeben!

6. Eingeweide.

Diese Gruppe der Weihgeschenke ist für den Mediziner die wichtigste und interessanteste: sie bringt bildliche Darstellungen von inneren Körperorganen (Eingeweiden) aus einer sehr alten,

weit zurückliegenden Zeit. Es liegen in diesen alt-italischen Weihgeschenken die ältesten bildlichen Darstellungen von Eingeweiden der Menschen vor, die wir bisher kennen. In Ägypten ist, soviel ich weiss, bisher nichts Derartiges gefunden worden, in Babylonien und Griechenland auch nicht. Die sogenannte babylonische Leber, von der bereits die Rede war, ist entschieden eine Tierleber; sie will auch gar nichts anderes sein. Die alt-italischen — Eingeweide darstellenden — Weihgeschenke dagegen sollen unzweifelhaft Eingeweide des Menschen sein.

Und wie sonderbar! So alt diese Eingeweidebilder sind, so oft sie daher — namentlich in neuerer Zeit — von Künstlern, Ärzten, Archäologen in den italienischen Museen gesehen worden sind — sie sind bisher nie eingehend beschrieben worden. Genau genommen ist eine bestimmte Gruppe der Eingeweide-Weihegaben, die der Eingeweide-Tafeln gar nicht bekannt geworden, wenigstens nicht in der Litteratur. In Rom haben unzweifelhaft einzelne Gelehrte jene sonderbaren Bilder gekannt, aber sie haben sie nicht berücksichtigt, sie haben sie liegen lassen. Ich werde später von einzelnen, gelegentlichen Bemerkungen zu reden haben — aber diese beziehen sich auf sehr rätselhafte Stücke.

Die bildlichen Darstellungen der Eingeweide von menschlichen Rümpfen mit geöffneter Leibeshöhle sind in Berücksichdes im Vatikanischen Museum aufbewahrten Stückes freilich nicht unbeachtet geblieben.

Allein die Darstellungen von Einzel-Eingeweiden, insbesondere die Eingeweide-Tafeln, sind bisher nicht beschrieben, nicht einmal erwähnt worden. Es scheint, dass ich der erste gewesen bin, dem diese seltenen Bilder zufällig in die Hände kamen.

In Turin hat im vorigen Jahre eine statistische Ausstellung stattgefunden; mit dieser statistischen Ausstellung

war eine Ausstellung von Gegenständen, die sich auf die Geschichte der Medizin beziehen, verbunden. Das Verdienst, diese Abteilung besonders gepflegt zu haben, hat Professor Dr. Giacosa. Er hat auch eine kleine Schrift darüber veröffentlicht. In ausseritalienischen Ländern, z. B. in Deutschland, scheint diese Ausstellung wenig oder gar nicht bekannt gewesen zu sein. Ich habe gar keine Aufforderung zum Besuch der Ausstellung, keinen genauen Ausstellungsbericht zu Gesicht bekommen. Nur die Zeitschrift „Janus" brachte einen kurzen Bericht auf Grund der kleinen Schrift Giacosas. Als ich im Frühjahr 1899 in Rom war, erfuhr ich im Museo nazionale, dass ein Teil der interessanten Votivbilder nach Turin gesandt und noch nicht zurückgekommen seien. Von einzelnen in Turin befindlichen Stücken habe ich nachträglich durch Herrn Dr. Vram photographische Bilder erhalten. Der kurze Bericht, den Herr Professor Giacosa mir zu schicken die Güte hatte, giebt nur wenig Auskunft. Ein eingehender Bericht mit Abbildungen steht in Aussicht.

Die betreffende Stelle aus Giacosas kurzem Bericht (Breve notizie sugli oggetti exposti alla Mostra della Storia della Medicina aperta nel Laboratorio di Materia medica. Torino 1898. 36 ff.) lautet:

„Fra gli oggetti votivi in terra cotta (exposti nella Vetrina granda della seconda Sala) alcuni furono appunto rinvenuti all' isola stessa o nel Tevere; altri provenzono da Palaestrina e da Veji; fra essi sono curiose rappresentazioni anatomiche dei visceri addominali che mostrano l' ossoluto ignoranza della struttura normale del corpo umano. Per contro un pezzo raffigurante una trachea colla laringe, è obbastanza ben riuscito. Vi sono pure gambe, piedi, braccie, mani, visi, occhi e orecchie e persino una bocca che monstra la fila intiera di denti."

Dass in der Turiner Ausstellung die später zu beschreiben-

den Eingeweide-Tafeln sich befunden haben, lässt sich hieraus nicht entnehmen.

Die Eingeweide erscheinen in verschiedenen Formen:

a) bildliche Darstellungen von Eingeweiden an bekleideten oder unbekleideten Menschen mit geöffneter Leibeshöhle.

b) bildliche Darstellungen einer Gruppe von Eingeweiden auf einer Tafel oder Scheibe. (Eingeweidetafeln.)

c) Einzelne Eingeweide.

Ich beginne die Beschreibung mit der ersten Abteilung, (a) den Bildern der Eingeweide von Menschen mit geöffneter Leibeshöhle. Bemerkenswert ist hierbei die ausserordentlich grosse Abwechslung der dargestellten Bilder. Ich kenne — wie aus dem nachfolgenden Verzeichnis ersichtlich ist — 11 derartige Stücke, und davon sind nur zwei einander gleich! Jedenfalls eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Darstellung!

Ich kenne aus eigener Anschauung oder aus Photographien folgende Stücke:

1. und 2. Bruchstücke zweier aus Veji stammenden Rümpfe in dem Kunstmuseum der Bonner Universität.

3. und 4. Bruchstücke zweier aus Veji stammenden Rümpfe in meinem eigenen Besitz.

5., 6. u. 7. Bruchstücke dreier von der Tiberinsel stammenden Rümpfe im Museo nazionale in Rom.

8. und 9. Bruchstücke zweier aus Civita Lavinia stammenden Rümpfe im Museo etrusco (Villa di Papa Giulio) zu Rom.

10. Gewandfigur (ohne Kopf), gefunden bei Nemi, Aufenthaltsort unbekannt.

11. Bruchstück eines Marmorrumpfes in der Vatikanischen Sammlung zu Rom, Fundort unbekannt.

Ich wende mich zur Beschreibung der einzelnen Stücke.

1. Das grössere der beiden Bonner Stücke (cf Taf. I II Fig. 8) ist ersichtlich nur ein Bruchstück. Es ist 30 cm hoch; was fehlt, lässt sich nicht bestimmen. Brust- und Bauchhöhle sind geöffnet: infolge eines Medianschnittes klaffen die Schnittwände weit auseinander, die Eingeweide sind deutlich sichtbar. Der geöffnete Hohlraum hat eine annähernd ovale oder elliptische Gestalt. Brust- und Bauchhöhle sind nicht von einander geschieden, ein Zwerchfell ist nicht abgebildet.

Was für Eingeweide sind erkennbar?

Oben in der Medianebene liegt ein rundlicher, mit kleinen Unebenheiten umgebener Körper, von dem rechts und links zwei keulenförmige Wülste herabhängen. Das soll das Herz und die beiden Lungen darstellen. Die dem Herzen oben anliegenden Höckerchen wage ich mit Sicherheit nicht zu deuten; sollen es Reste des Herzbeutels, sollen es die mit dem Herzen in Verbindung stehenden grossen Blutgefässe sein? Ich weiss es nicht.

Darunter liegen noch drei Wülste, davon sind zwei symmetrisch nach links und rechts schräg nach unten gerichtet, der dritte liegt in der Mitte, aber so, als ob er sich von dem linken Wulst abzweige. Alle drei Wülste (Lappen) sollen die Leber darstellen. Den Alten war die Leber der Säugetiere genau bekannt: sie kannten den lappigen Bau der Leber einzelner Tiere; sie kannten einzelne Lappen der Leber unter besonderen Namen. Die Leber des Menschen war den Alten aber der Form nach unbekannt; sie übertrugen in einfacher Weise ihre von den Säugetierlebern gewonnenen Vorstellungen auf den Menschen, und die dreilappige Leber — war fertig. Die Vorstellung einer stark gelappten Leber des Menschen hat sich sehr lange noch in der Wissenschaft erhalten. Ich darf jetzt aber hierbei nicht so lange verweilen. — Die beiden bohnenförmigen Körper rechts und links halte ich für die Nieren. Eine Milz vermisse ich ebenso wie einen Magen. Die gewundenen Wülste sollen offen-

bar den Darmkanal darstellen. Ich begnüge mich mit diesen Erklärungen; einen Versuch in den drei Wülsten gewisse Abschnitte des Darmkanals zu sehen, halte ich für gewagt; doch will man darin die drei Teilstücke des Colons (Grimmdarm) d. h. das Col. ascendens, transversum und descendens sehen, so kann ich nichts dagegen einwenden. Ich gebe nur zu bedenken, dass bei Tieren die Lage der Abteilungen des Colons eine andere ist als bei Menschen. Ob die Alten die Lage der Teile des Grimmdarmes bei Menschen wirklich kannten, ist mir zweifelhaft. Ich begnüge mich zu erklären, dass jene Wülste den Darmkanal vorstellen sollen: das wollte der Künstler, der jenes Bild anfertigte, erreichen, mehr nicht. — Der rundliche Körper am unteren Rande der Schnittfläche ist offenbar die Harnblase.

Ob der Rumpf ein weibliches oder ein männliches Individuum vorstellen soll, vermag ich nicht zu entscheiden.

2. Das zweite Bonner Stück ist kleiner, nur 14 cm hoch; es ist deutlich als das Bruchstück eines Rumpfes, vielleicht eines kindlichen, zu erkennen. Der Kopf ist abgebrochen, eine untere Körperhälfte scheint gar nicht dagewesen zu sein; die Schultern sind dargestellt, die Arme fehlen, zum Teil sind sie abgebrochen.

Auch hier ist die Leibeshöhle geöffnet, die Öffnung hat eine annähernd elliptische Gestalt, einige Eingeweide sind sichtbar. Das betreffende Stück ist nicht so gut erhalten, wie das erste, die einzelnen Wülste sind abgestossen, teilweise zerstört. Immerhin lässt sich erkennen, dass beide Stücke hinsichtlich der Gestaltung der Eingeweide einander ähnlich sind. Ich glaube auch hier zu erkennen: das Herz und die beiden Lungen, die dreilappige Leber, die beiden Nieren und einige Darmschlingen, vielleicht auch die Harnblase. Eine Milz ist nicht sichtbar, auch kein Zwerchfell.

3. und 4. Bruchstücke von Rümpfen, die aus Veji stammen und sich in meinem eigenen Besitz befinden.

Ich schliesse an die Beschreibung der beiden Bonner Stücke die Beschreibung der von mir ebenfalls in Veji erworbenen Bruchstücke.

3. Bruchstück einer aus Veji stammenden menschlichen Figur (Taf. I/II, Fig. 5) mit geöffneter Leibeshöhle. Das Bruchstück hat jetzt eine Höhe von etwa 12—15 cm — die ganze Figur hat vielleicht 30 cm in der Höhe gemessen. Der Kopf und der Hals fehlen; auch die untere Körperhälfte, so wie ein Teil der rechten Seitenhälfte fehlen; die obere Körperhälfte ist unbekleidet, an der unteren sind Gewandreste bemerkbar. Der rechte Arm fehlt, der linke ist an den Körper herangezogen, sodass die linke Hand auf dem Gewand ruht, das den Unterleib zum Teil bedeckt. Es sieht so aus, als sollte die angedrückte Hand verhindern, dass der untere Abschnitt des Rumpfes durch das Herabgleiten des Gewandes entblösst werde. Bemerkenswert ist, dass hier, wie in allen bekannten Bildern, nie die Geschlechtsorgane sichtbar sind: die betreffende Gegend ist gewöhnlich durch Gewänder verhüllt.

Die geöffnete Leibeshöhle hat wegen des darauf ruhenden Gewandes eine etwas andere Gestaltung. Die Öffnung ist nicht elliptisch, sondern etwa dreieckig; es macht den Eindruck, als sei die ursprünglich elliptische Öffnung durch die unten anliegende Kleidung zum Teil verschlossen.

Die Eingeweide sind nicht genügend erhalten. Ich erkenne das Herz, die beiden Lungen, die dreilappige Leber — was sonst noch sichtbar ist, ist offenbar der Rest einiger Darmwindungen, — ein Teil der Eingeweide ist herausgebrochen. Dass die einzelnen Stücke so leicht herausbrechen, erklärt sich zum Teil aus der Art der Fabrikation; es wurde eben nicht das ganze Stück mit einem Mal geformt, sondern die einzelnen Eingeweide wurden später eingesetzt.

4. Bruchstück einer aus Veji stammenden weiblichen

Figur mit geöffneter Leibeshöhle — in meinem Besitz befindlich. Taf. I/II Fig. 9.

Das Bruchstück ist jetzt etwa 53 cm lang (hoch); die ganze Figur hat vielleicht eine Ausdehnung von einem Meter gehabt. Die Figur war hohl, nur der vordere Körperabschnitt ist erhalten, Brust- und Bauchfläche, — der Rückenabschnitt fehlt, — Kopf und Hals, auch die beiden oberen Extremitäten fehlen; ebenso ist die linke Hälfte der linken Brust abgebrochen, dagegen ist die rechte Schulter und die rechte Brust erhalten. Aus der Form der Brust kann man mit Sicherheit schliessen, dass die Figur eine weibliche sein soll. Die unteren Extremitäten fehlen. Der obere Teil des Körpers ist nackt, der untere Teil ist durch Gewänder verdeckt. Die Leibeshöhle ist geöffnet, die Form der Öffnung ist elliptisch, es sind aber nur Bruchstücke — Reste — von Eingeweiden erkennbar. Oben in der Mitte ist ein stark vorspringender Teil sichtbar und darunter ein flacher Körper. Ich wage keine Deutung zu geben. Dagegen erkenne ich in der rechten Hälfte der Leibeshöhle einen Körper, der wohl als die rechte Niere zu deuten ist, und im unteren Abschnitte der Leibeshöhle einige querlaufende Wülste, die wohl als Darmschlingen aufzufassen sind.

Trotz der grossen Verstümmelung, die die Figur leider erlitten hat, ist die Figur doch von hohem Interesse, weil die Anordnung der Organe, insbesondere die Darstellung des Darmkanals eine andere als die gewöhnliche ist.

5—7. Drei Bruchstücke von Rümpfen mit geöffneter Leibeshöhle im Museo nazionale in Rom. (Nr. 5, 6, 7).

5. Ich habe dies eine Stück nicht gesehen, weil es damals noch nicht aus Turin zurückgelangt war; ich verdanke aber Herrn Dr. Vram ein Photographie desselben. Der Kopf fehlt der Hals ist erhalten — als ein einfacher Cylinder; die linke Schulter und die linke obere Extremität fehlen, die rechte

Schulter ist vorhanden; der rechte Arm fehlt. Unter der Leibeshöhle ist alles fortgebrochen; was daselbst gewesen, daher ist nichts bestimmbar.

Das Bruchstück ist deshalb von Interesse, weil die geöffnete Leibeshöhle mit ihren Eingeweiden genau dasselbe Aussehen darbietet, wie die später zu beschreibenden Eingeweide-Tafeln; ein doppelter Rand umgiebt die Öffnung.

Die Gestalt der Öffnung ist die eines der Länge nach durchschnittenen Eies, oben spitz, unten breit.

An Eingeweiden glaube ich zu erkennen: Das Herz und die beiden Lungen, die dreilappige Leber, den Magen, die beiden Nieren, einige unregelmässige Darmschlingen und die Harnblase. Ob der lange, spindelförmige, links ge legene Körper vielleicht als eine Milz zu deuten ist, lasse ich dahingestellt.

Nr. 6. Bruchstück eines Rumpfes mit geöffneter Leibeshöhle im Museo nazionale zu Rom.

Das Bruchstück ist in ganz besonderer Weise als ein sehr anziehendes zu bezeichnen; sowohl die Art und Weise der Ausführung, als auch die Anordnung der Eingeweide bietet abweichende Ergebnisse dar.

Es ist nichts mehr erhalten, als nur etwas von den die Leibeshöhle umgebenden Körperteilen; alles Übrige ist abgebrochen (Taf. III/IV Fig. 12).

Die Leibesöffnung hat dieselbe Form, wie bei der oben beschriebenen Nr. 5, oben spitz, unten breit. Besonders hervor, zuheben ist, dass der Rand der Oeffnung auch ein doppelter ist. Ferner: am oberen Abschnitt des Schnittrandes sind links zwei, rechts drei flache, knopfartige Erhebungen bemerkbar; dem unteren Abschnitt des Schnittrandes fehlen diese Erhebungen. Es unterliegt nach meiner Ansicht keinem Zweifel, dass diese flachen Erhebungen die durchschnittenen Rippenknorpel darstellen sollen. Auch der Inhalt der Leibeshöhle

ist ein anderer als sonst, was sehr merkwürdig ist; die Anzahl der Wülste des oberen Teils ist viel grösser als sonst — die Wülste sind nicht ganz sicher zu deuten. Der dicke rundliche Körper oben in der Mitte ist wohl, wie gewöhnlich, das Herz. Die beiden stets wiederkehrenden Wülste darunter, die niemals fehlen, können wie gewöhnlich, als die beiden Lungen aufgefasst werden. Aber die beiden Wülste sind in der Mitte durch einen gleich dünnen Querwulst vereinigt; der Querwulst liegt unter dem Herzen, sodass das Herz wie von einem dreieckig geformten Wulst umgeben ist: das Herz liegt in einem Dreieck. Sollte das vielleicht bedeuten, dass das Herz im Herzbeutel eingeschlossen sei? Aber dann fehlten wieder die Lungen. Ich sehe von der Auffassung des Dreiecks als Herzbeutel vollkommen ab und meine, es sei nur eine ungeschickte Darstellung gewesen, die es bewirkt habe, dass beide Lungen in der Mitte vereinigt erscheinen.

Nun aber liegen unter dem Herzen vier oder fünf divergierend gestellte Lappen; jederseits sind zwei Wülste zusehen, und in der Medianlinie auf einem grossen flachen Gebilde noch ein Bruchstück, das wohl dem fünften abgebrochenen Lappen angehört hat.

Der grosse flache Körper in der Mitte ist wohl der Magen, aber die anderen Wülste, was bedeuten dieselben? Die mittlere Wulst ist herausgebrochen, wir hätten demnach das gewöhnliche Bild der dreilappigen, dem Magen aufliegenden Leber. Aber wir haben noch zwei unregelmässig, asymmetrisch gestaltete Lappen (Wülste) darunter. Eine einfache Antwort wäre die, dass der betreffende Künstler, mit der Zahl der Leberlappen nicht genau vertraut, statt der bisherigen drei, diesmal fünf Lappen formte. Es war das schliesslich ziemlich gleichgültig, die Leber sollte lappig sein — auf einen Lappen mehr oder weniger kam's nicht an. — Oder aber man fasst die beiden oberen Wülste als zusammengehörig auf, als eine die Brust- und

Bauchhöhle von einander trennende Scheidewand, als das Zwerchfell. Allein ich kann mich zu dieser Ansicht nicht entschliessen.

Unterhalb des Magens ist ein stark gewundener Darmteil sichtbar. — Das Darmstück liegt quer und lässt vier deutliche Windungen erkennen. Am untersten Rand liegt ein kugeliger Körper — die Harnblase. Andere Bauchorgane sind nicht sichtbar, sie sind wohl zerstört, und herausgefallen.

Nr. 7. Es findet sich im Museo nazionale zu Rom noch ein drittes Bruchstück eines Rumpfes mit geöffneter Leibeshöhle. Aber dies Stück ist sehr stark verstümmelt. Es ist nichts übrig geblieben als die linke Hälfte der geöffneten Leibeshöhle nebst anstossendem Teil des Rumpfes.

Die in der Leibeshöhle erkennbaren Eingeweide haben die allergrösste Ähnlichkeit mit den Eingeweiden des oben beschriebenen Stückes Nr. 6, doch sind für ein geübtes Auge grössere und kleinere Unterschiede vorhanden. Im ganzen und grossen ist die Anordnung aber die gleiche. Da auf die Kleinigkeiten, die sich nur auf die Darmwindungen beziehen, doch kein grosser Wert zu legen ist, so betrachte ich die beiden Stücke 6 und 7 als gleich.

Nr. 8 und 9. Die beiden Rümpfe im etruskischen Museum (Villa di Papa Giulio) zu Rom. Die beiden Stücke sind nicht gut erhalten; sie lassen freilich deutlich erkennen, dass es sich um menschliche Rümpfe mit geöffneter Leibeshöhle handelt; aber in der geöffneten Höhle ist nichts zu unterscheiden, alles ist zerstört.

Da aber diese beiden Stücke — nächst dem alten bekannten Marmorbruchstücke des Vatikan — diejenigen sind, auf die von seiten der Archäologen zum erstenmal die Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Welt gelenkt wurde, so will ich wenigstens berichten, was sich in der Litteratur darüber findet.

Die beiden Stücke stammen von Ausgrabungen in Civita Lavinia; sie wurden von der Contessa Donna Vincenza di Santafiora nebst andere Votivbildern aus Terracotta dem etruskischen Museum durch Vermittelung des Herrn W. Helbig überwiesen. (W. Helbig: Scavi di Civita Lavinia im Bulletino dell' Istituto di Correspondenza Archeologica Nr. VII e VIII di Luglio e Agosto 1895. Roma 1885, p. 144). Sie sind daselbst in folgenden kurzen Worten beschrieben:

„Due torsi di uomo, l' uno alto 0,29, l' altro 0,13, nei quali il ventre apparisce aperto in senso longitudinale, per modo che si vedano alcuni dei visceri toracici ed addominali." Helbig wandte sich wegen der „due torsi anatomicamente aperti" an seinen Kollegen Professor Tommasi Crudeli in Rom und bat ihn um Auskunft darüber. Das Antwortschreiben des gelehrten Professors ist daselbst l. c. S. 146 — 149 abgedruckt. Der Briefschreiber zieht auch das bekannte Stück des Vatikanischen Museums, von dem ich später sprechen werde, in den Kreis seiner Betrachtungen. Was er uns aber in Betreff der beiden Stücke aus Civita Lavinia sagt, ist nicht ohne Interesse; schon deshalb weil er die alte Ansicht einiger Archäologen, dass es sich um anatomische Präparate handele, kurzer Hand zurückweist. Tommasi Crudeli schreibt an Helbig.

„Ella desidera sapere da me, se i due torsi potessero essero considerati come veri preparati anatomici, e se la rappresentazione dei visceri toracici e addominali che en essi se vede accenasse ad uno statu patologico determinato e definibile, la guarizione del quale avesse formato l' oggetto del voto. — Esponi brevemento la mia opinione in proposito:

Questa figura non puo essere considerata come un preparato anatomico. Le sue proporzione estere sono esatte, ma la posizione respettive dei visceri che appariscono nell' apertura del tronco è affetto arbitraria, e la rappresentazione de questi visceri è rozza ed enertissima".

Tommasi Crudeli beschreibt nun in kurzen Worten, was er an jenen beiden Rümpfen noch beobachten konnte: in dem oberen Abschnitt der geöffneten Leibeshöhle drei Höckerchen (tre tubercoli rilevate, duo laterali ed un mediano, ein mittleres und zwei seitliche), die er für das Herz und die beiden Lungen erklärt. Das Übrige seien ungenaue Andeutungen der Bauch-Eingeweide.

Ich stimme dem gelehrten Briefschreiber durchaus darin bei, dass es sich hierbei nicht um anatomische Präparate handelt. Was die Deutung der einzelnen Höckerchen in jenen beiden Stücken betrifft, so habe ich nichts dagegen einzuwenden, nur erschienen mir die Höckerchen so unbedeutend, dass ich nichts über dieselben auszusagen vermöchte.

Was der Verfasser über das Römische Marmorbild sagt, werde ich später anführen.

10. Gewandfigur mit geöffneter Leibeshöhle, gefunden bei Nemi.

Ich kenne die Figur nur aus einer photographischen Abbildung, die mir Herr Kollege Rossbach-Königsberg gütigst zur Verfügung gestellt hat. Er beschreibt die Figur wie folgt: (Bulletino dell' Istituto di corr. archeol. per l' anno 1885. Roma 1885, p. 149—151, Scavi presso Nemi): „Un altra offerta votiva mostra una relazione non meno chiaro col culto di Diana la quale evidentemente da dea del parto divenne una protettrice nelle più svariate malattie. E il torso alto 0,27 die una donna raccolta in una lunga vesta, sotte la quale è poggiata sulla coscia il braccio sinistro piegato, mentre il destro pendente regge un pomo o un frutto simile. La parte inferiore della veste è diversa dalle piccole statuette dello stesso tipo, conformata in guisa che la gamba sinistra leggermente piagata, nelle sue forma sperge in fuori delle pieghi. Il pezzo è aperto in quasi tutta la sua lunghezza e larghezza, in modo che senza alcune indicazione anatomica rimanzero visibili i visceri.“

Der Verfasser verweist auf die beiden Votiv-Rümpfe von Civita Lavinia und die Bemerkungen Tommasis.

Das photographische Bild lässt, wie Rossbach sagt, eine geöffnete Leibeshöhle erkennen; die Öffnung ist von elliptischer Gestalt, zeigt einen deutlichen Rand. Im Innern sind verschiedene Höcker wahrnehmbar, doch wage ich keine Erklärung und Deutung, einmal, weil die Höcker mir nicht unversehrt erscheinen, und dann, weil die Photographie die betreffenden Teile nicht gross genug wiedergiebt, um darüber zu urteilen.

11. Bruchstück eines aus Marmor gehauenen menschlichen Rumpfes mit geöffneter Leibeshöhle. Im Vatikanischen Museum zu Rom.

Dieses Stück ist unter allen den Rümpfen mit geöffneter Leibeshöhle das bekannteste: es hat früh die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich gezogen. (Taf. I/II, Fig. 7.) Das Stück ist offenbar, wie die bisher beschriebenen, der Rest eines Weihgeschenks – aus welcher Zeit es stammt, ist unbekannt; wo es gefunden ist, wie und seit wann es in die Vatikanische Sammlung gelangt ist, ist nicht mehr zu ermitteln. Während alle anderen bisher beschriebenen Weihgaben dieser Kategorie aus Terra cotta gebildet sind, ist dieses Stück aus Marmor.

Ich habe das betreffende Stück (Vatikanische Museum, Gallerie der Statuen Nr. 382) gesehen und untersucht. Eine Abbildung scheint bisher niemals angefertigt worden zu sein; ich habe vergeblich danach gesucht. Ich bringe hier eine Abbildung; sie ist nach einer Photographie, die ich Herrn Professor Petersen verdanke, angefertigt.

Das betreffende Stück ist stark verletzt — es lässt sich nicht feststellen, was alles abgebrochen ist. Der Kopf, der Hals, die rechte Schulter, die rechte Körperhälfte, auch der untere Körperteil fehlen vollständig; nur wenig ist erhalten.

In der Mittellinie sieht man — anders als gewöhnlich — die beiden Lungenwülste durch ein Verbindungsstück vereinigt.

Das Verbindungsstück hat deutliche Querfurchen oder Querwülste; es soll offenbar die Trachea (Luftröhre) sein. Das Herz fehlt, ist wohl herausgebrochen: ein kleiner Vorsprung in dem Winkel zwischen den beiden Lungen deutet darauf hin, dass hier etwas fehlt. Die drei Wülste darunter entsprechen der dreilappigen Leber; der linke Lappen ist undeutlich, besonders deutlich und stark entwickelt ist der mittlere Lappen, stärker als sonst. Den grossen, glatten, massigen Lappen darunter halte ich für den Magen und darunter die unregelmässigen Vorsprünge für Darmschlingen.

Meiner Ansicht nach unterliegt es keinem Zweifel, dass das Stück als ein Weihgeschenk und nicht als ein anatomisches Präparat anzusehen ist. Es ist hervorzuheben, dass die einzelnen Organe durchweg anders gebildet sind als bei den übrigen Stücken.

In dem Katalog des Museums fand ich darüber folgende Bemerkung: „Anatomisches Präparat eines geöffneten menschlichen Leibes", und dazu 382—4: „Frammenti di preparazione anatomiche in marmo, lè sole che si conosano di tal genere. — Framenta d' anatomia esegiuta in marmo con somma diligenzia". Weiter: „Feinkörniger, hellgrau gefleckter Marmor; der Hals, die rechte Seite mit Schulter, der Arm bis auf den Ansatz und die Spur an der linken Seite, Teile der Eingeweide, der Unterkörper abgebrochen. Haut und Muskeln klappen vorn auseinander. Rippenkasten ist entfernt, man sieht Speiseröhre, Lunge, Herz, Zwerchfell, Magen und Gedärme."

Ich weiss nicht, aus welcher Zeit diese italienischen und deutschen Bemerkungen stammen und weiss nicht, wer dieselben abgefasst hat. Der Deutung der Eingeweide kann ich nicht bestimmen, ich kann weder ein Herz, noch eine Speiseröhre, noch ein Zwerchfell in dem Stück auffinden.

Bemerkenswert ist nur, dass damals bei der Niederschrift jener Notizen dem betreffenden Gelehrten andere Weihge-

schenke mit geöffneter Leibeshöhle vollkommen unbekannt waren, und dass dadurch die Ansicht, als sei das Stück ein „anatomisches Präparat", gewissermassen unterstützt wurde.

In ähnlicher Weise äussert sich Emil Braun (Ruinen und Museen in Rom. Braunschweig 1854, S. 229, und später S. 341/2 unter Nr. 84: Anatomische Präparate Nr. 382 und 384): „Obwohl es nicht ganz in den Kreis der gegenwärtigen Betrachtung passt, glaube ich doch die beiden anatomischen Präparate nicht übergehen zu dürfen, welche in Marmor nachgebildet hier aufgestellt sind, weil sie ein weit verbreitetes Vorurteil, demzufolge die Alten die Zergliederungskunst am menschlichen Körper durchaus nicht geübt hätten, praktisch widerlegen. Wahrscheinlich stammen diese in ihrer Art einzigen Denkmäler aus einem Heiligtum des Äskulap. Das eine (282) stellt das Knochengerippe des Brustkastens, das andere (384) die in demselben verschlossenen Weihgebilde, welche durch einen kunstgerecht geführten Schnitt offen gelegt sind, selbst dar. — Es steht zu vermuten, dass sie eine praktische Bedeutung haben, wie denn überhaupt bildliche Erinnerungen an mannigfache Leidenszustände, die oft sehr charakteristisch geschildert sind, nicht selten unter den Votiv-Monumenten vorkommen, die meist aus gebrannter Erde, zuweilen aber auch aus Erz gebildet sind. Unter letzteren namentlich bin ich auf Darstellungen lymphatischer Abscesse und ödematöser Anschwellungen gestossen, die durch das tiefe Verständnis des beobachteten Leidenszustandes in Erstaunen setzen. Ein solches Kunstverdienst haben diese Marmorstücke nicht, ja sie lassen im Gegenteil jene lobenswerten Schilderungen, die die dürftigsten Reste dieser Art sonst zu bezeugen pflegen, einigermassen vermissen, wenn es nicht daran liegt, dass das, was als charakteristisch hat hervorgehoben werden sollen, bis jetzt von uns übersehen worden ist. — Zu einer genauen Untersuchung dieser merkwürdigen Denkmäler findet aber niemand Zeit".

So weit Braun (1854) das Stück als ein Weihgeschenk auffasst, kann ich ihm beistimmen, weiter aber nicht. Weder darf man daraus den Schluss ziehen, dass die Alten „Sektionen gemacht" haben, noch darf man meinen, dass jene Stücke anatomische Präparate sind.

Zu bedauern ist, dass Braun keine eigentliche Beschreibung oder Deutung der Eingeweide giebt. Auffallend aber ist, dass Braun damals noch keine ähnlichen Stücke aus Terra cotta gekannt hat. Es scheinen ihm doch über Weihgeschenke aus Terra cotta grosse Erfahrungen zu Gebote gestanden zu haben — darauf deuten seine Bemerkungen über pathologische Befunde an Weihgeschenken. – Leider giebt er nicht an, wo er diese Sachen gesehen hat.

Als Helbig (1885) die beiden oben erwähnten Rümpfe von Civita Lavinia zu Gesicht bekam und in Betreff derselben den Professor Tommasi Crudeli befragte, gab letzterer auch über den Marmor-Rumpf folgende Auskunft: „E questo un marmo che rappresenta il busto di un bambino di 3 o 4 anni di eta, aperto longitudinalmente dall collo in giu. Alla base del collo, e per un piccolo tratto dentro il torace, si vede in esto la trachea; e ai due lati di essa i pulmoni. Questi pero sono piccoli, e come retratti nella parte superiore della cavita toracica; mentre il cuore discende molto al disetto di essi, ed è situato sulla linea mediana del corpo, invice di essere volto a sinistra. Esse e più lungo e più stretto di un cuore di bambino, e questo circostanza, unita alla posizione che gli è stata data, suggerisce l' idea che l' artista non abbia fatto che riprodusce alla meglio, l' aspetto che henno i pulmoni ed il cuore di un agnello, quando vengore attaccati per la trachea ed un uncino. Però a prime giusto, questo marmo del Vaticane desta l' impressione di un vero preparato anatomico. L' apice del cuore vi si vede infatto aderire ad un rilievo transversale, porto al disopra della stomaco, il quale suggerisce l' idea di un taglio transversale del

diaframma —. Ma questa non è che una illusione, ad un grave errore commissa dell' artista nel rappresentare lo stomaco. Egli, non solamente, gli ha dato proporzioni eccessive rispetto egli altri visceri ma lo ha rappresento a rovescio, civè cella piccola curva in basso, e colla gran curvo in alto. Quel rilievo transversale, al quale e attacato l'apice del cuore, non è il diaframma, ma una riproduzione esagerata del rilievo che resta sulla gran curve della stomaco umano (o del suina), quando si taglio l'omento, o rete, che vi si attacca. Probabilmente l' artista vi ha fatto aderire l' apice del cuore, non per altra razione che per assi curare la solidità del piccolo pezzo di marmo che rapprensa il cuore, il quale, senza di cio, si sarebbe trovato in formare entra la cavita del tronco un pendaglio isilato e friabile".

Ich habe die Auseinandersetzung meines gelehrten Kollegen ausführlich hier mitgeteilt, weil ich derselben nicht beipflichten kann, und weil die Zeitschrift, in der jener Brief veröffentlicht ist, schwer zu beschaffen ist. Damit nun die Fachgenossen, sowohl die Ansicht Tommasi Crudelis wie meine eigenen prüfen können, war es notwendig, Tommasis Ansicht im Wortlaut wiederzugeben.

Ich wiederhole, dass meiner Ansicht nach die Trachea nebst der Lunge sichtbar ist; dass das Herz fehlt, herausgebrochen ist, und dass die darunter liegenden Hervorragungen die Leber darstellen sollen. Nach der Ansicht Tommasis würde die Leber gar nicht dargestellt sein.

Schliesslich findet sich eine Notiz über den Marmorrumpf in Helbigs „Führer durch die öffentlichen Sammlungen der klassischen Altertümer Roms" (I. Bd. 2. Aufl. Leipzig 1899, S. 141); bei Beschreibung der beiden Stücke im vatikanischen Museum (Nr. 382 und 384) heisst es: „Hiergegen ist der geöffnete Leib in der That eine anatomische Ungeheuerlichkeit. Die inneren Teile zeigen nicht die für die Menschen bezeichnenden Bildungen. Vielmehr deuten der auffallend grosse Magen

und die kleinen abwechselnd gelappten Lungen auf einen Herbivoren. Hiernach scheint es, dass der Bildhauer nicht den geöffneten Leib eines Menschen, sondern den eines geschlachteten Tieres, etwa eines Lammes, den er in einem Fleischerladen, mit der Luftröhre an einem Haken aufgehängt sah, zum Muster genommen hat." —

Helbig schliesst sich hier in seiner Auffassung dieses Stückes ganz an den Mediziner Tommasi Crudeli, wozu eine gewisse Berechtigung selbstverständlich vorliegt. — Allein, wie ich bereits oben bemerkt habe — die Auffassung, dass jene Darstellung der Eingeweide eine „anatomische Ungeheuerlichkeit" ist, ist meiner Ansicht nach durchaus nicht gerechtfertigt. Man darf nicht den Maasstab der heutigen anatomischen Kenntnisse an solche Kunstwerke legen — das ist falsch. Die Alten hatten keine Kunde von den innern Organen des menschlichen Körpers auf Gruud eigener Anschauung, — wohl aber kannten sie die Organe der Haustiere. Das, was sie daraus entnahmen, die hier gewonnenen Kenntnisse übertrugen sie auf den Menschen; deshalb finden wir gewisse charakteristische Eigenschaften der Tierorgane bei Menschen angedeutet, z. B. die lappige Leber. Aber die Alten kopierten keineswegs die Tiere, sondern übertrugen nur das Schema, die Idee der tierischen Befunde. Es ist daher keineswegs in diesem, wie in allen andern Fällen, eine Kopie der Leber dargestellt, sondern nur der lappige Charakter der Leber angedeutet. Ganz etwas anderes ist es mit der Darstellung jener Leber, die zu Haruspicinzwecken als Vorbild dienen sollte, — da ist eine wirkliche Kopie der Leber gemacht. Davon habe ich früher geredet.

b) Gegenüber den Figuren mit geöffneter Leibeshöhle und sichtbaren Eingeweiden giebt es nun — wie bereits oben bemerkt — eine Anzahl von Weihgaben, die in Form von Tafeln Gruppen von Eingeweiden darstellen. Ich habe in der Litteratur keine Bemerkungen über diese Form gefunden; im Museo nazionale

kannte man derartige Stücke („viscere") freilich; aber man hatte ihnen keine besondere Aufmerksamkeit zugewandt.

Diese Eingeweidetafeln werden hier zum ersten Male beschrieben (Taf. III/IV, Fig. 16, 17):

Es sind platte ovale Tafeln, wie ein der Länge nach durchschnittenes Ei, das eine Ende spitz, das andere stumpf; die eine Fläche glatt, die andere mit reliefartig vortretenden Wülsten und Erhebungen besetzt, die Länge etwa 15—20 cm, die grösste Breite unten 15 cm, die Dicke 1—2 cm. Die Tafeln haben alle einen leicht gewulsteten Rand. Es unterliegt keinem Zweifel, dass einige dieser Tafeln so aussehen, wie die geöffnete Leibeshöhle der menschlichen Figuren — andere Tafeln haben ein anderes Aussehen.

Es giebt verschiedene Typen der Eingeweidetafeln. Im Museo nazionale in Rom habe ich drei verschiedene Typen gefunden, dazu kommen zwei Typen, die ich in Veji angetroffen habe. In Rom wie in Veji nannte man diese Tafeln kurz „viscere"; eine Erklärung der einzelnen sichtbaren Teile konnte nicht geliefert werden. Ausserdem stiess ich in Veji auf einen besonderen fünften Typus, den ich unter den Altertümern in Rom nicht vertreten fand. Während die Typen 1—4 einander sehr ähnlich sind und sowohl die Organe der Brust wie des Bauches umfassen, sind auf zwei Tafeln des fünften Typus nur die Organe der Bauchhöhle vertreten. Die Tafeln des fünften Typus, die ich nur in Veji getroffen habe, werden daselbst mit dem Namen „Budelle" (Darm) bezeichnet.

1. Eingeweidetafel im Museo nazionale (Taf. III/IV, Fig. 17). Zu erkennen sind: das Herz und die beiden Lungen; unterhalb der Lungen ein bogenförmiger Wulst, der die oberen Organe von den unteren trennt. Ich meine, dass dieser Wulst das Zwerchfell darstellen soll. Darunter sind sichtbar: die dreilappige Leber, der Magen und unter diesen fünf Windungen eines Darmabschnittes, oder — anders ausgedrückt — ein

quer über die Tafel fortlaufendes, aber fünfmal gewundenes Darmstück. Am unteren Rand der Tafel liegt ein kugeliger Vorsprung, die Harnblase. Nieren sind keine erkennbar. Dagegen liegt in der linken Hälfte ein langer etwa spindelförmiger Körper, der mit seiner oberen Spitze bis an die linke Darmwindung, mit der unteren Spitze bis an die Blase hinabreicht. Was soll das sein? Etwa die Milz? Über die Mitte dieses spindelförmigen Körpers läuft der Länge nach eine Furche.

2. Eingeweidetafel im Museo nazionale zu Rom. Sie ist der Nr. 1 sehr ähnlich, aber lässt doch Unterschiede erkennen. Im oberen Abschnitt liegen das Herz und die beiden Lungen; darunter befindet sich ein leicht abwärts gekrümmter Wulst, den ich für das Zwerchfell zu halten geneigt bin, dann folgt die dreilappige Leber, deren einzelne Lappen, insbesondere der mittlere, aber länger als in Nr. 1 sind, und der kleine Magen. Unterhalb des Magens liegen Darmschlingen, aber sechs in einer Reihe, während in Nr. 1 nur 5 sichtbar sind. Am unteren Rand ist die Harnblase erkennbar. Der Spindelkörper ist nicht sichtbar, die unterhalb des Darms befindlichen Organe sind undeutlich.

3. Eingeweidetafel im Museo nazionale zu Rom. (Taf. III/IV, Fig. 16). Die Wülste sind alle durchweg sehr flach und wenig ausgeprägt. Am oberen Teil der Schnittfläche sind Andeutungen der durchschnittenen Rippenknorpel wahrnehmbar. In der Mitte ist das Herz; die beiden als Lungenlappen gedeuteten Wülste sind so stark gekrümmt, dass sie das Herz fast einschliessen, und in der Mitte fast aufeinander stossen. Darunter liegen zwei bogenförmige Wülste, ein rechter und ein linker, sie gehen nicht direkt in der Mittellinie in einander über wie oben bei 1 und 2, sondern winden und krümmen sich, es sieht so aus, als ob die oberen Wülste (Lungen) sich mit ihnen vereinigten. Habe ich die früheren Querwülste als Zwerchfell erklärt, so muss ich trotz der auffallenden Form auch diese Wülste dafür halten.

— An der dreilappigen Leber sind die beiden seitlichen Lappen wie gewöhnlich, nur der mittlere ist etwas kurz geraten, sodass er wie ein Knopf aussieht. Der Magen ist undeutlich. Darunter zieht ein schlangenartig gekrümmter oder gewundener Wulst hin: ein Stück des Darmrohrs. Links ist ein Spindelkörper sichtbar, langgestreckt, der an der Leber beginnt und unten endigt. Besonders auffallend und abweichend von den beiden noch geschilderten Tafeln ist das Verhalten des dünnen unter dem Magen hinziehenden Wulstes. Das Bild (Taf. III/IV, Fig. 16) giebt den Unterschied besser wieder als die Beschreibung. Das Gebiet unterhalb des Darms ist ganz leer.

4. Eingeweidetafeln aus Veji. Unter diesen Tafeln ist leider nur eine einzige vollständig erhalten, und an dieser sind alle Eingeweide fast vollständig abgestossen. — Die anderen Bruchstücke sind aber so weit erhalten, dass man daraus eine ganze Tafel bequem konstruieren kann. Von kleinen Differenzen im Bereich der Darmschlingen sehe ich dabei ganz ab. Im allgemeinen schliessen sich diese Tafeln (Taf. III/IV, Fig. 10, 11, 14, 15, 26–28), den Nr. 1 und 2 der Tafeln des Museo nazionale an. Es giebt 2 Typen von Tafeln.

An den Tafeln des ersten Typus zeigt der obere Abschnitt (Taf. III/IV, Fig. 14, 15 u. 26) das gewöhnliche Aussehen: die beiden unter spitzem Winkel zusammenlaufenden Lungenlappen und dazwischen das Herz. Dann kommen zwei unter dem Herzen stumpfwinkelig zusammenstossende Wülste, die wie bisher als das Zwerchfell aufgefasst werden sollen; dann folgt die dreilappige Leber, der mittlere kürzere und kleinere Lappen ruht auf dem verhältnismässig grossen Magen. Unter dem Magen liegen sieben verschiedene leicht gekrümmte Wülste, die vielleicht kurz alle zusammen als Darmwindungen zu bezeichnen wären. Aber ich muss doch auf folgendes aufmerksam machen. Die sieben Wülste sind einander nicht gleich. In der Mitte unten liegen 5 Wülste, sie sind nach rechts konvex,

nach links konkav, und werden von rechts nach links immer kleiner, sodass der fünfte Wulst wie ein Höcker erscheint. An diesen fünften Höcker lehnt sich ein umgekehrt gekrümmter Wulst, der wie eine Wurst aussieht. Dem linken, wurstförmigen Wulst steht rechts ein zickzackförmiger, wie ein Σ gestalteter Wulst gegenüber. Sollen alle sieben Wülste als Darmwindungen aufgefasst werden? Ich meine ja! — Auch in einem zweiten Exemplar desselben Typus (Fig. 15) sind die fünf mittleren sichelförmigen Wülste deutlich sichtbar, aber sie sind doch grösser und stärker gekrümmt als im ersten Exemplar (Fig. 11), auch ihnen steht ein linker umgekehrt gekrümmter, wurstförmiger Wulst entgegen.

Unterhalb dieser Darmwindungen liegen noch vier Erhebungen, eine mittlere, eine untere und zwei seitliche. Die untere halte ich wie bisher für die Blase, aber die andere kann ich nicht deuten.

5. Eingeweidetafeln aus Veji. Sehr merkwürdig ist dieser zweite Typus, bei dem verschiedene Eingeweide vereinigt sind, aber in anderer Weise als der oben beschriebene. Derartige Tafeln wurden in Veji als „Budelle“ (Därme) bezeichnet; in den römischen Museen habe ich solche Stücke nicht gesehen. Leider sind die von mir erworbenen Stücke nicht vollständig, an zweien fehlt die obere Hälfte; das ist sehr zu bedauern, da man über das hier fehlende kein Urteil abgeben kann. Ein drittes Bruchstück zeigt nur den oberen Abschnitt der Tafel — es geht daraus hervor, dass der Typus „Budelle“ mindestens drei Unterarten haben muss.

Die Tafeln sind flach, aber zugespitzt, unten verbreitert, demgemäss als oval zu bezeichnen; sie haben einen deutlichen Rand. An dem einen Bruchstück (Taf. III/IV, Fig. 27) fällt in der Mitte ein gewundener Kanal oder Schlauch auf; er beginnt mit einer eiförmigen Verdickung, die nach rechts hingekrümmt horizontal liegt, macht sieben schlangenförmige Krümmungen

und Windungen und endet zugespitzt am unteren Rand. Ich erkläre diesen Kanal für den Darmkanal und die Anschwellung für den Magen. Zu beiden Seiten des Darmkanals liegen zwei Organe, aber nicht symmetrisch, rechts unten ein kleines rundliches Körperchen, offenbar die Harnblase, rechts oben, nahe dem Anfangsteil des Kanals, ein bohnenförmiges oder nierenförmiges Gebilde — die rechte Niere. An der linken Seite des Darmkanals liegt unten auf halber Höhe ein ebenfalls nierenförmiger Körper, aber mit der Konkavität zum Darmkanal gewandt — die linke Niere, und darüber links nahe dem Rand ein spindelförmiger Wulst, den ich für die Milz erkläre.

In einem anderen Bruchstück (Taf. III/IV, Fig. 28), einer ähnlichen Tafel, der der obere Teil fehlt, sind dieselben Organe abgebildet, aber in etwas anderer Gruppierung und Anordnung.

Der gewundene Körper in der Mitte steht vollständig gerade; der verdickte Anfangsteil — der Kopf — ist nicht geneigt, sondern nach oben gerichtet, darunter liegen acht Windungen; der Körper wird nach unten zu dünner und endigt am unteren Rande. Rechts davon liegt unten nahe dem unteren Rande ein birnförmiges Gebilde, die Harnblase, und darüber ein bohnenförmiger Körper, die rechte Niere. Links vom gewundenen Körper in gleicher Höhe mit der rechten Niere liegt ein eben solcher bohnenförmiger Körper, aber mit der Konkavität zur Mitte gerichtet, die linke Niere. Während im ersten Bruchstück die linke Niere tiefer stand als die rechte, stehen hier beide Nieren in gleicher Ebene. Oberhalb der linken Niere liegt ein kegelförmiges Gebilde, offenbar nur das untere Ende jener Spindel des ersten Bruchstücks, die ich für die Milz erklärt habe.

Wie ich bereits bemerkt habe, fehlt ungefähr $^1/_3$ der Tafel, aber was für Organe fehlen? Das lässt sich nicht bestimmen.

Es muss aber auch Tafeln gegeben haben, auf denen nur die oben beschriebenen Organe abgebildet waren: ich besitze ein Bruchstück, das dem oberen Abschnitt einer Tafel entspricht; (Taf. III/IV, Fig. 10) hier erkenne ich unmittelbar unter der Tafelspitze den Kopf jenes gewundenen Körpers. Hier sind demnach wohl nur jene fünf Organe abgebildet gewesen.

c) Ausser diesen Eingeweide-Tafeln giebt es aber noch Darstellungen einzelner Eingeweide. Es scheint, dass solche sehr selten sind.

Ich vermag folgende aufzuzählen:

1. Bildliche Darstellung eines Konvoluts von Darmschlingen. Im Museo nazionale in Rom (Taf. III/IV, Fig. 13). Man sieht nichts als eine Menge vielfach durcheinander geschlungener Darmwindungen. Ich habe das Stück nicht selbst gesehen, es war in Turin, und ist erst kürzlich nach Rom zurückgeschickt worden. Die Photographie verdanke ich Herrn Dr. Vram. — Über die Dimensionen vermag ich keine Auskunft zu geben.

2. Bildliche Darstellung eines Kehlkopfs (Luftröhre, Larynx et Trachea) im Museo nazionale zu Rom. Auch dieses Stück war bei meiner Anwesenheit nicht in Rom sondern in Turin; ich habe es nicht gesehen. Später hat Dr. Vram eine photographische Aufnahme gemacht, und mir diese zugeschickt. Dass das Bild einen Kehlkopf mit einer Luftröhre vorstellen soll, ist mir zweifellos. Die Ringe der Trachea sind deutlich erkennbar — der Kehlkopf (Larynx) ist undeutlich. Die Dimensionen sind mir nicht bekannt.

Schliesslich muss ich noch zweier Stücke Erwähnung thun, trotzdem ich dieselben nicht erklären kann. Das eine (3) hat die Gestalt einer kleinen Eingeweide-Tafel, oben spitz, unten breit. Die eine Fläche ist glatt, die andere zeigt reliefartige Erhebungen. In der Mitte liegt ein länglicher, nach oben etwas zugespitzter Körper, der an eine Zunge erinnert, umgeben ist

dieser Körper von zwei Reihen kleiner rundlicher Höcker. In der äusseren Reihe zähle ich 19, in der inneren 16 Höcker. Was diese Abbildung bedeuten soll, weiss ich nicht. Das Stück befindet sich im etruskischen Museum, in der Villa di Papa Giulio. Eine Abbildung kann ich leider nicht nicht beifügen, weil die Photographie, die ich selbst in Rom angefertigt habe, ungenügend ist.

Das andere Stück (4) ist ein rundlich kugeliger Körper; der Körper ist durch vier seichte Einschnitte oder Furchen in vier Abschnitte geteilt. An einer Fläche ist in der Mitte eine kleine Vertiefung oder ein Loch. Auch dieser merkwürdige Körper befindet sich im etruskischen Museum der Villa di Papa Giulio.

Was soll der Körper vorstellen? An ein menschliches Organ erinnert er mich nicht. — Vielleicht sollte es der geteilte Magen eines Wiederkäuers sein? –

VII. Die Geschlechtsorgane.

a) Die männlichen Organe.

Als Votivgaben finden sich ziemlich häufig männliche Glieder mit den dazu gehörigen Hoden. Einzelne männliche Glieder (Penis) ohne Hoden habe ich nicht zu Gesicht bekommen. Die Grösse der Stücke ist sehr verschieden. (Taf. III/IV, Fig. 23).

Das eine mir vorliegende Stück hat eine Länge von 12,5 cm. Oben sind in naturalistischer Weise die Haare des Schamhügels nachgebildet, der vollkommen von Präputium bedeckte Penis zeigt eine Länge von 7 cm, die beiden Hoden sind sehr gut nachgeahmt, der linke ragt nicht so tief herab als der rechte. Bemerkenswert ist, dass das Präputium rüsselartig vorragt und dass an diesem vorderen Abschnitt ganz leichte cirkuläre Fur-

chen sichtbar sind; es scheint, als habe man damit das das Präputium abschnürende Band (κυνοδέσμη) andeuten wollen.

Hervorheben muss ich, dass ich unter den Votivgaben weder einen seiner Vorhaut beraubten Penis („circumcisus“) noch ein gesteiftes Glied mit entblösster Glans penis (Eichel) getroffen habe.

Im Anschluss an die männlichen Geschlechtsorgane muss ich eigentümliche Stücke beschreiben, deren Deutung nicht ganz fest steht. Dass ich die betreffenden Stücke hier erwähne, hängt einerseits von der ihnen gegebenen Benennung, andererseits von der ihnen gegebenen Deutung ab.

Es handelt sich um ziemlich häufig vorkommende Stücke, kegelförmige und pyramidenförmige Körper, die an ihrer Basis von einem Kranz grösserer oder kleinerer Höckerchen umgeben sind. An der flachen Basis haben die Körper ein Loch, mittelst dessen die Körper aufgehängt werden konnten; meist sind die Körper hohl. Sie sind etwa 6—8 cm hoch, die Basis misst mit dem Rand etwa 8—10 cm. Unter den vorliegenden Stücken ist eines 10 cm hoch; der obere Teil ist kegelförmig spitz, der untere Teil (3,5 cm) besteht aus 2 über einander liegenden Reihen von Höckerchen; die Basis ist 6 cm im Durchmesser. Der Körper ist hohl. (Taf. III/IV, Fig. 18 und 22.)

Was sollen diese Stücke vorstellen? Die Leute in Veji wussten keinen Namen dafür; die gelehrten Archäologen in Rom wissen auch keine Deutung. Die Bediensteten der Römischen Museen nannten sie „Bubbone“ und wiesen dabei auf die Leistengegend, um damit auszudrücken, dass damit gewisse Erkrankungen der Leistendrüsen gemeint seien. Es ist mir bemerkenswert erschienen, auf welche Weise die Leute zu solcher Erklärung gelangt sind, — an eine Volkstradition ist wohl kaum zu denken. Am ehesten ist anzunehmen, dass der eine oder der andere von einem seiner Vorgesetzten

eine bezügliche Äusserung vernommen hat und dass dieser Ausdruck sich fortpflanzte. Meiner Ansicht nach ist diese Bezeichnung und die damit verbundene Deutung ganz entschieden unrichtig.

Ob die Deutung nicht vielleicht mit einer Äusserung Emil Brauns zusammenhängt? E. Braun (Ruinen und Museen Roms, 1854, S. 341/2) berichtet, dass er unter den Votivmonumenten auf „Darstellungen lympathischer Abscesse und ödematöser Anschwellungen gestossen sei, die durch tiefes Verständnis der beobachteten Leidenszustände in Erstaunen setzen.“ Ich habe nun bereits eine sehr grosse Anzahl von Votivmonumenten zu sehen Gelegenheit gehabt, aber „Darstellungen lymphatischer Abscesse und ödematöser Anschwellungen“ noch nicht. Bubonen sind lymphatische Abscesse. Ob Braun jene Stücke darunter verstanden hat?

Ich bin zu einer andern Erklärung der betreffenden Stücke gelangt. Ich meine, es sollen jene Stücke die krankhaft veränderte Eichel des männlichen Gliedes darstellen. Die Vorhaut ist zurückgezogen, die Eichel ist frei geworden — entblösst — die Basal-Höcker können dann als die veränderte Vorhaut oder als starke Wucherungen des Eichelrandes oder der Corona glandis aufgefasst werden.

Einen direkten Beweis, eine unwiderlegbare Begründung dieser meiner Ansicht vermag ich nicht zu geben. Ich hoffe aber, dass hier, wie bei anderen zweifelhaften Stücken, zweierlei Umstände zu einer solchen Erklärung führen werden. Zunächst das Auffinden solcher Votivstücke, an denen die fraglichen Stücke noch in Verbindung mit dem menschlichen Körper sind, und zweitens das Auffinden von Inschriften (Votivtafeln), die sich auf jene zweifelhaften Stücke beziehen; eine sichere Deutung vermag ich heute nicht zu geben.

b) Weibliche Geschlechtsorgane.

Nachbildungen der äusseren weiblichen Geschlechtsorgane, der äusseren Schamspalte kommen vor, aber, wie es scheint, seltener als andere Teile. In dem reichen Magazin des Museo nazionale in Rom fand ich gar keine Nachbildungen; dagegen sind zwei Exemplare in dem Magazin des etruskischen Museums in der Villa di Papa Giulio vorhanden.

Die betreffenden Stücke sind dreieckige, leicht gewölbte Platten; die nach oben gerichtete Basis des gleichschenkeligen Dreiecks entspricht der Regio pubis (Mons veneris), die Länge beträgt ca. 12 cm, die Breite der Basis 10 cm. Eine leichte 9 cm lange Längsfurche zieht unterhalb der Basis nach unten zur Spitze des Dreiecks — das soll die Schamspalte sein. Oben, wo die Längsspalte kurz vor der Basis aufhört, ragt ein kleines dreieckiges Höckerchen in den Raum der Längsspalte hinein: das soll die Klitoris sein.

Leider kann ich keine Abbildung beifügen — die Platte der photographischen Aufnahme ist unterwegs verunglückt, und es war keine Möglichkeit, eine neue Aufnahme zu machen.

Nach mündlichen Mitteilungen sollen auch noch andere Stücke vorkommen, welche die äusseren Geschlechtsorgane darstellen, in Form von elliptischen, mit einer Längsspalte oder Längsfurche versehenen Figuren. Ich habe derartige Stücke nicht gesehen, allein nach der Beschreibung, die man mir gemacht hat, müssen die Stücke etwa so aussehen, wie die — eine Fica darstellenden Amulete (abgebildet bei Fiedler, Antike erotische Bildwerke, Xanthen 1839. Taf. II Fig. 1).

Im Anschluss an die Darstellungen der äusseren weiblichen Geschlechtsorgane muss ich hier jene eigentümlichen Bildwerke besprechen, die unter dem Namen Utero oder Vulva bekannt sind.

Ich gebe zuerst eine kurze Beschreibung dieser Bildwerke, wobei ich auf die nebenstehende Abbildung (Taf. III/IV, Fig. 20, 21, 24, 25) verweise.

Es sind platte, an der einen Fläche leicht gewölbte Körper von annähernd elliptischer Gestalt; sie sind ca. 15—20 cm lang, 9—12 cm breit und etwa 5 cm dick. Die hintere glatte Fläche zeigt gewöhnlich ein rundes Loch, oder eine Vertiefung als Zeichen, dass die Körper zum Aufhängen bestimmt waren. Die vordere gewölbte Fläche zeigt 7—8 (oft noch mehr) quere, einander parallel, laufende Wülste, die meist glatt, mitunter aber noch durch leichte Furchen ausgezeichnet sind. Das eine (obere) Ende des Körpers ist leicht abgerundet, das andere — ich nenne es das untere — zeigt eine quergestellte spaltförmige Vertiefung, die entweder von einem einfachen glatten oder von einem gefurchten Wulst umgeben ist. Einige Stücke sind hohl, und in diese kann man durch die untere Spalte, wie durch das hinten befindliche Loch in den inneren Hohlraum hinein gelangen.

Die Photographie giebt ein getreues Bild; übrigens sind diese Körper wiederholt abgebildet, doch sind die Bilder schwer zugänglich.

Die älteste Abbildung, die ich auftreiben konnte, ist bei Tomasini zu finden (De donariis Patavii 1654 Graevii Thesaurus).

Eine andere Abbildung finde ich auch auf einer photographischen Tafel, die mir Herr Kollege Rossbach gütigst zeigte, in Verbindung mit anderen Stücken, die bei Nemi ausgegraben sind. Dann findet sich eine Abbildung bei Neugebauer — Warschau, und schliesslich finde ich eine ähnliche Figur bei Ploss (das Weib, 2. Aufl. Bartels I. Band 1887, S. 177, Fig. 31).

Gewöhnlich ist der beschriebene Körper nicht allein, sondern in Verbindung mit einem anderen kleinen eiförmigen Körper, der dem grösseren seitlich aufliegt (cf. die Abbildung

Taf. III/IV, Fig. 22 u. 25). Dieser Anhang wird bisher nicht erwähnt, er ist auch nirgends abgebildet.

Unter 8 „Uteri", die mir jetzt vorliegen, ist nur ein einziger ohne Anhang; bei 6 ist der Anhang an der rechten, bei einem einzigen ist der Anhang an der linken Seite gelagert. Dr. Vram zählte im Museo nazionale zu Rom 102 Stücke, davon sind ohne Nebenkörper 14, mit rechtem Nebenkörper 2, mit linkem Nebenkörper 86. Unter den mir vorliegenden Exemplaren überwiegen diejenigen mit rechtem Anhang, unter den Vramschen Exemplaren die mit linkem Anhang. Eine Erklärung dafür weiss ich nicht zu geben. Der Anhangskörper ist entsprechend der Grösse des Gesamtkörpers grösser oder kleiner; er erreicht höchstens die Hälfte der Länge des Gesamtkörpers. Das dickere Ende ist nach oben, das dünnere nach unten gerichtet, geht in einen leicht gekrümmten Wulst über, der an dem linken (oder dem rechten) Ende des unteren Querspalts endigt.

Es kommen, was bisher nicht bekannt war, diese Anhangskörper auch einzeln (isoliert) vor (Fig. 24), sie haben eine verschiedene Grösse: zwei mir vorliegende sind 9—10 cm lang und 5—6 cm breit; im Magazino archeologico des Botanischen Gartens in Rom befindet sich ein viel grösserer, der etwa 16 cm lang und 8 cm breit ist.

Die wulstigen Körper, wie die Anhangskörper, sind, wie alle Votivgeschenke, von einem nicht hohen Rand umgeben, so dass es aussieht, als ob das Organ auf einer Tafel aufliegt.

Ein Blick auf die beigefügten Abbildungen wird eine bessere Vorstellung erzeugen, als die genaueste Beschreibung.

Was sollen diese Bildwerke vorstellen? Ich frage ausdrücklich, was sollen sie vorstellen? Was für Organe sollen das sein? Wenn man die Nachbildung eines Kopfes oder eines Gesichts betrachtet, so kann man ohne Widerspruch sagen, das ist ein Gesicht, das ist ein Kopf — aber bei diesen Stücken

können wir nur fragen: was sollen sie vorstellen? denn wir haben nicht die Sicherheit, dass es Nachbildungen bestimmter Organe sind.

Im Museum Kircherianum (Collegio Romano) ist in der Wand eines Zimmers neben anderen etruskischen Altertümern auch ein solcher Körper (Utero), mit der Öffnung nach oben gekehrt, eingefügt — eine Bezeichnung des Gegenstandes fehlt. In dem Berichte Rossbachs ist dieser Körper als „Vulva" aufgeführt.

Von den römischen Gelehrten, wie von den Bedienten der Museen werden die fraglichen Körper als „Utero" oder „Vulva" bezeichnet — als „Gebärmutter" oder „Scheide". Über eine Deutung des Nebenkörpers konnte ich nichts ermitteln.

In Veji (Isola Farnese) nannten die Verkäufer den grossen gewulsteten Körper „utero"; sie hatten für alle Verkaufsstücke feststehende Namen. Die kleineren isoliert vorkommenden Nebenkörper hiessen „fegato", das sollte eigentlich heissen „Gallenblase". Fegato ist der Ausdruck für „Leber" — es bedeutet eigentlich die Leber einer mit Feigen (fica oder figa) gefütterten Gans.

Alle diese Bezeichnungen wollen gar nichts sagen — eine gewichtige Bedeutung kommt ihnen nicht zu. Der Wärter im Orto botanico, den ich nach dem Namen des isolierten Nebenkörpers fragte, meinte, das sei ein „Utero". Und doch sehen diese Körper keinem Uterus ähnlich. Als ich diesen Körper zum erstenmal sah und von seiner ständigen Verbindung mit dem eigentlichen Uterus noch keine Kunde hatte, hielt ich ihn für einen Hoden; davon kann aber keine Rede sein.

Aus der Litteratur kann ich drei bezügliche Berichte anführen.

In der berühmten Abhandlung des gelehrten Bischofs J. Ph. Tomasini „de donariis ac tabellis votivis liber singularis" (Patavii 1654) findet sich eine Abbildung eines sog.

„Utero“. Ich habe nicht das Originalwerk vor mir, sondern den Abdruck im Thesaurus Antiquitatum Romanarum, Tom. XII. Lugdano-Bat. 1699 (S. 746—883); hier ist auf der dem Kap. II angefügten Tafel eine Abbildung geliefert (S. 754). Die Tafel weist ausserdem noch eine Hand, drei Köpfe, einen weiblichen Rumpf, die untere Hälfte einer sitzenden Figur und eine Gewandfigur auf. Genau genommen, gehört die Tafel nicht zur eigentlichen Abhandlung Tomasinis, sondern zu einem der Abhandlung eingefügten archäologischen Fundbericht (Joh. Argolus de templo Dianae Nemorensis epistola).

Der Kardinal Laelius Biscia hielt sich in Cynthianum bei Nemum Aricinium (Nemi) auf dem Lande auf, man brachte ihm vielfach alte Weihgaben (simulacra) zum Geschenk. Er trug seinem Sekretär Argola auf, die Gegenstände abzuzeichnen und nebst erklärendem Text an Tomasini zu befördern. So geschah es, dass Tomasini den ganzen Brief nebst Abbildungen in seine Abhandlung aufnehmen konnte.

Und wofür wird der „Utero“ oder die „Vulva“ gehalten? Für ein „Weihwasser-Gefäss“; dementsprechend ist es auch so abgebildet, dass die Spaltöffnung des unteren Abschnitts nach oben gerichtet ist. Die Ansicht, dass jenes Bildwerk ein „Vasculum“, Gefäss, „urnulo“ ist, wird durch verschiedene Stellen aus den alten Klassikern zu begründen gesucht. Aus der Prüfung der betreffenden Stellen ist aber nur zu ersehen, dass es sich dabei um die Anwendung von Wasser handelt. Die ganze Erörterung mit allen Belegstellen kann ich hier nicht wiedergeben, aber die Hauptsätze muss ich hier anführen:

„Altera, quae sequitur figura urnulae est, qua ut puto, aquam ex Egeriae fonte haustam, utpote lustralem, domi ad sacrum usum continebant mulieres“. — „Vasculum hoc certe illis perquam simile est, quibus nos in sacrariis nostris in privatis sanctuariis clavo suspensis utimur ad εὐλογημένην aquam,

qua e cubiculo prodeuntes frontem una cum salutari signo irrigamus, qui etiam usus apud profanos viguit."

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass Argola sich in Betreff der Auffassung jenes „Utero" als eines „vasculum" oder einer „urnula" im Irrtum befindet. Es ist vielleicht sehr erklärlich, wenn man annimmt. dass er nur ein einziges Exemplar sah, und dass dieses Exemplar ohne Nebenkörper und überdies noch hohl war. —

In einem der Säle des Museums Kircherianum zu Rom ist, wie bemerkt, ein derartiger „Utero" unter anderen etrurischen Gegenständen in die Wandfläche eingelassen und zwar in derselben Stellung wie bei Tomasini mit dem dicken Ende nach unten und der Öffnung nach oben.

Eine ganz entgegengesetzte Ansicht hat Dr. L. Neugebauer-Warschau ausgesprochen: er hält jene Körper für eine krankhaft veränderte Gebärmutter — für einen prolabirten Uterus. Diese Ansicht ist wenig bekannt geworden; ich bin durch das Werk von Ploss „das Weib" auf die sehr interessante russische Abhandlung von Neugebauer gelangt.

Ploss schreibt („das Weib in der Natur- und Völkerkunde, I Bd. Leipzig 1885, S. 123): „Votivgaben und zwar solche, welche figürlich die erkrankten Teile des Körpers darstellen, wurden schon bei den Griechen (vergl. Cesnolas Ausgrabungen auf Cypern) und Römern in den Tempeln den Göttern dargebracht, welchen man einen Einfluss auf die Heilung zuschrieb. Schon an sich ist diese Thatsache als Zeichen ähnlicher psychologischer Richtungen im Völkerleben wichtig; besonders aber zeigt sich eine Ähnlichkeit in dem Brauche, dass die Frauen die Bilder krankhaft veränderter Sexualorgane aufhängen. So deutet L. A. Neugebauer ein im Nationalmuseum zu Neapel aufbewahrtes, aus Pompeji ausgegrabenes Exemplar aus Terra cotta, welches, wie er glaubt, eine vorgefallene und mit der gefaltenen

und umgestülpten Scheidehaut überkleidete Gebärmutter darstellt." —

Dieser Mitteilung Ploss' fügt Dr. Bartels, der nach dem Tode von Ploss die nachfolgende Ausgabe besorgt hat, hinzu (das Weib, II. Aufl. I. Bd, Leipzig 1887, S. 172): „Auch das Museo archeologico in Florenz besitzt derartige Votivstücke in blassrötlichem gebrannten Thon, unter denen besonders eins von ungefähr 2 Fuss Höhe ganz deutlich die Vulva, den Nabel und dazwischen in einer ovalen flachen Vertiefung den quergerunzelten Uterus mit der Scheidenportion und dem Muttermund erkennen lässt." Dazu liefert Bartels noch eine Skizze, die Fig. 31, in der man in der Mitte ein Gebilde erkennt, dass dem sog. „Utero" der Weihgeschenke völlig gleich sieht.

Jeder Leser wird nun entschieden meinen, dass es sich bei der Neugebauerschen „vorgefallenen Gebärmutter" um etwas ganz anderes handelt, als um unsere „Uteri". — Weder Ploss noch Bartels scheinen diejenigen Weihgeschenke, von denen hier die Rede ist, die als „Uteri" bezeichnet wurden, gesehen zu haben. Ploss citiert die Abhandlung von Neugebauer; ob er das darin enthaltene Bild gesehen hat, ist nicht mitgeteilt; es ist dieser Umstand auch gleichgültig. Ich vermute nur, dass der so sehr genaue Dr. Bartels das Neugebauersche Bild nicht kennt, denn sonst hätte er nicht ohne weiteres dem Florentiner Bild eine andere Deutung gegeben, als Neugebauer. Er ist offenbar der Ansicht, dass es sich um zwei verschiedene Bilder handelt.

Neugebauer nun liefert uns in seiner Abhandlung (S. 160, Fig. 90) das Bild eines sog. Utero ohne Anhang, (cf. Fig. 20 auf Taf. III/IV) und giebt diesem Gebilde die Deutung einer vorgefallenen und mit der gefalteten und umgestülpten Scheidenschleimhaut überkleideten Gebärmutter." Bärtels dagegen bezeichnet in seinem Florentiner

Bilde jenen Körper schlankweg als „Gebärmutter.“ Ein grosser Unterschied.

In Betreff der Angelegenheit halte ich ein näheres Eingehen auf die Abhandlung Neugebauers für notwendig, zumal da Neugebauers Arbeit nur polnisch und russisch erschienen ist. Polnisch in der Denkschrift der Warschauer ärztlichen Gesellschaft 1882 (Bd. VIII Heft 8 und 4 S. 441—498 Pam. Towarz Lek. Warzaw.), Russisch in den Warschauer Universitäts-Nachrichten vom Jahre 1884 (Nr. 1, 3, 4 und 6). Mir liegt ein Separatabzug vor, den ich der Güte des Herrn Dr. J. L. Neugebauer, des Sohnes des Verstorbenen, verdanke: „Ueber alte chirurgische und gyniatrische Instrumente, die in den Ruinen der römischen Städte Pompeji und Herculanum gefunden worden sind.“ Warschau 1884. 8° 164 Seiten mit 90 Holzschnitten im Text. Am Schluss der Abhandlung findet sich ein Anhang (S. 159—162): „Über die Weihgeschenke in Form einzelner Körperteile, die in den Tempeln Pompejis gefunden worden sind.“ Die betreffende Stelle lautet in der Übersetzung wie folgt:

„Nachdem ich die Untersuchung der chirurgischen und gyniatrischen Instrumente des Pompejanischen Museums in Neapel beendigt habe, füge ich einige Bemerkungen hinzu über einige Gegenstände, die — wenngleich sie mit der vorliegenden Arbeit nicht in direkter Verbindung stehen, dennoch eine gewisse Beziehung zur Medizin haben; deshalb darf ich nicht über diese Gegenstände schweigen. Ich habe hier die „Modelle“ verschiedener Teile des menschlichen Körpers im Auge, die aus Terracotta oder anderem Material in natürlichem oder verkleinertem Massstabe angefertigt sind. Sie wurden von solchen Personen, die an den entsprechenden Körperteilen erkrankt waren, den Tempeln der Stadt, vorzüglich dem Tempel des Jupiter, als „Opfer“ dargebracht. Die Kranken thaten das während der Zeit ihres Leidens oder nach der Heilung. Unter

diesen Gegenständen sind weibliche Brüste, Gebärmütter und andere. —

Ein Gegenstand bot mir ganz besonderes Interesse dar. (Der betreffende Gegenstand ist Fig. 90, S. 160 abgebildet.)

Neugebauer giebt nun folgende Beschreibung: „Der längliche Körper misst etwa 12,5 cm in der Länge, ist an einem Ende etwas dicker als am anderen, wenn man ihn von der Seite ansieht (en haut relief); oben ist er halbkugelig und hat einen Umfang, dem ein Drittel der Länge gleich kommt, etwa 8 cm breit. Dann verjüngt sich der Körper allmählich bis auf 5 cm, und misst am unteren schmalen Ende nur 3,5 cm; dann aber verbreitert er sich wieder, doch nur wenig, sodass die Breite des untersten Randes nicht mehr als 6 cm beträgt. Der untere Rand erscheint als der Scheidenteil (Portio vaginalis uteri) der Gebärmutter mit den beiden Muttermundslippen, die sehr genau und deutlich nachgebildet sind. Zwischen ihnen ist ein Querspalt von 3,5 cm Länge sichtbar. Es unterscheidet sich diese künstliche Portio vaginalis von der natürlichen aber dadurch, dass die hintere Lippe länger ist als die vordere. Auf dem ganzen Körper sieht man Runzeln oder Falten dargestellt, die in verschiedenen Abständen von einander verlaufen, die Runzeln ziehen quer von einem Rand bis zum andern. Was ist das für ein Organ? Offenbar ist dies die Gebärmutter. Aber was ist das für eine Gebärmutter? eine normale und nicht schwangere, aber eine in vergrössertem Massstab dargestellte Gebärmutter, oder die einer Frau, die eben geboren hat, oder vielleicht eine vorgefallene Gebärmutter? Der Körper hat nicht die Figur einer normalen nicht schwangeren Gebärmutter, denn in diesem Falle müsste der Übergang aus dem dicken oberen Abschnitt in den dünnen Hals schneller stattfinden, als wir es hier sehen, überdies stimmt die abgerundete, halbkugelige Figur des Organs hiermit nicht überein. Die Figur hat viele allgemeine Züge einer Gebärmutter, die vor wenigen Tagen ihren

Inhalt entleert hat. Aber es ist schwer zuzulassen, dass der Fabrikant der Figur jemals eine Gebärmutter in solchem Zustande sah, wie er überhaupt eine aus der Leiche herausgenommene Gebärmutter nicht gesehen hat. Es ist bekannt, dass die griechischen und römischen Ärzte — mit einigen wenigen Ausnahmen, darunter die Alexandriner Herophilos, Erasistratus und Endemus — keine Leiche öffneten, sondern sich mit denjenigen anatomischen Erkenntnissen begnügten, die sie aus der Öffnung von Tieren geschöpft hatten. Der berühmte Galen begnügte sich fast ausschliesslich mit den Ergebnissen, die er grösstenteils bei den anatomischen Untersuchungen an Affen gewonnen hatte. Deshalb ist die letzte Vermutung unbegründet. Wenn übrigens der Arzt oder Künstler, der jenes Modell anfertigte, mit dem Bau der Gebärmutter bekannt gewesen wäre, und die Gebärmutter als menschliches Organ hätte darstellen wollen, so hätte er sie in Verbindung mit dem einen oder anderen Anhangsteil, z. B. mit dem Eileiter oder mit dem Bändern dargestellt; davon ist hier keine Spur vorhanden. Folglich müssten wir annehmen, dass jener Körper nichts anderes ist, als eine prolabierte Gebärmutter mit ihrem umgestülpten Scheidenteil. — Die Falten stellten nichts anderes dar als die Wand der Vagina (Scheide) mit ihren Falten (Columnae rugarum), die bei dem Prolapsus der Gebärmutter nicht ganz verstrichen sind· Die Thatsache, dass das Verwischen der Falten so unbedeutend ist, hängt von der Ungenauigkeit des Modells ab. Diese Ungenauigkeit ist leicht dadurch zu erklären, dass der Künstler, wenn gleich er eine prolabierte Gebärmutter gesehen hatte, das Modell, wie es scheint, ohne Original anfertigte; daraus entspringen sowohl diese Ungenauigkeiten wie einige andere, z. B. der zu lange und übermässig vorragende Scheidenteil der Gebärmutter."

Bartels hat — wie ich bereits oben bemerkte — die Abhandlung Neugebauers und das betreffende Bild offenbar nicht

zu Gesicht bekommen, er hat die Stelle nur aus der ersten Auflage herübergenommen. Hätte er geahnt, dass Neugebauer dasselbe Bild für eine prolabierte Gebärmutter erklärt, was er für eine normale ansah, so hätte er gewiss seine abweichende Ansicht begründet, was nicht geschehen ist.

Wir haben also hier die auffällige Thatsache, dass dasselbe Bild von einem Mediziner für eine normale Gebärmutter, von dem andere Mediziner für eine vorgefallene Gebärmutter mit ihrem umgestülpten Scheideteil gehalten wird.

Was werden die Philologen und Archäologen von den Medizinern und deren Kenntnissen halten?

Hier ist sehr grosse Vorsicht geboten.

Bartels hat, wie ich hervorhob, seine Ansicht, dass jener Körper für die Gebärmutter zu halten sei, nicht begründet; es scheint, dass er sich durch eine gewisse Ähnlichkeit zu dieser Behauptung verleiten liess. Er spricht nicht von isolierten Uteri, wie Neugebauer einen in Pompeji sah. —

Das betreffende Florentiner Bildwerk, von dem Bartels spricht, kenne ich nicht aus eigener Anschauung, doch unterliegt es, wie ein Blick auf Bartels Zeichnung (l. c. S. 177 Fig. 32) lehrt, keinem Zweifel, dass jenes in der Mitte des Bildwerks befindliche Ding wie ein sog. „Utero“ aussieht.

Es gilt nun die Frage zu beantworten: Was für ein Körper-Organ soll durch jenen „Streifenkörper“ (Utero) dargestellt werden? Ich sage ausdrücklich: dargestellt werden, nicht: was ist der Körper?

Ein Uterus (Gebärmutter), eine Vulva (Scheide) oder eine vorgestülpte Gebärmutter nach Neugebauer?

Eine eigentliche Begründung der Auffassung jener Körper als eines „Ulterus“ habe ich nirgends gefunden. — In Rom ist es üblich, diese Körper so zu nennen, damit ist man fertig. Veranlassung dazu hat vielleicht die entfernte Ähnlichkeit jener Körper mit der Gebärmutter gegeben. Aber was sollen

dabei die Querwülste? die Gebärmutter hat doch keine Querwülste. Die Deutung jener Körper als „Vulva", wie sie bei Rossbach steht, geht doch wohl nur auf den italienischen Sprachgebrauch zurück; sie soll wohl nur ausdrücken, dass eine Beziehung zu den Geschlechtsorganen vermutet wird — eine Begründung ist nicht zu verlangen.

Was soll jener Körper vorstellen? Was soll er bedeuten?

Dass es sich dabei um die Darstellung eines pathologischen, eines krankhaften Zustandes handeln sollte, halte ich für vollkommen ausgeschlossen. Ich finde nicht die geringsten Anhaltspunkte für eine Deutung im Sinne Neugebauers. Ich bin überzeugt, dass Neugebauer, hätte er die grosse Anzahl jener Körper und zwar mit ihren Nebenkörpern gekannt, nicht dazu gelangt wäre, diese Behauptung aufzustellen. —

Nehmen wir an, dass jene Körper die Gebärmutter (den Uterus) darstellen sollten, so kann zur Begründung zunächst nur auf eine gewisse Ähnlichkeit hingewiesen werden. Aber was soll der Nebenkörper bedeuten? Diejenigen, die das Gebilde als Uterus auffassen, sind sehr schnell mit der Antwort bereit, darin einen Eierstock zu sehen. Aber warum ist nur ein Eierstock vorhanden?

Den alten Italern (Etruskern und Römern) war die Existenz und die Bedeutung der Gebärmutter ohne Zweifel bekannt — ob ihnen aber auch die Bedeutung des Eierstocks klar war? Daran zweifle ich.

Allein die anatomischen Kenntnisse der Ärzte wie der Priester fussten auf Erfahrungen an den Haus- und Opfertieren. Bei den üblichen Opfertieren aber ist die Gebärmutter zweihörnig, bei Menschen aber einfach. Kannten die Alten diesen Unterschied zwischen dem tierischen und menschlichen Uterus? Wussten die Alten, dass der menschliche Uterus einfach ist? Nein — keineswegs — das war ihnen unbekannt.

Die Alten hielten den menschlichen Uterus auf Grund ihrer Kenntnis der tierischen Verhältnisse für zweihörnig: noch Rufus von Ephesus spricht von den Hörnern des Uterus, — erst Soranus kennt den einfachen, menschlichen Uterus ohne Hörner. (Man vergl. Hennig, Über Geschwülste des Eierstocks in Reicherts Archiv 1875, S. 715—718).

Allein — zugegeben, dass die Alten bereits damals den einfachen Uterus des Weibes kannten — was sollen die Quer-Runzeln oder Querwülste bedeuten? Ich weiss keine Erklärung zu geben.

Man hat gesagt, der grosse Körper sei die Gebärmutter, der kleinere Körper sei ein Ovarium (Eierstock.) Vorausgesetzt, dass die Alten die Bedeutung der Ovarien und deren Beziehung zum Uterus kannten, — so müssten sie doch zwei Ovarien dem Uterus zugesellen. Warum aber ist stets nur ein Nebenkörper vorhanden, und zwar abwechselnd, bald an der linken, bald an der rechten Seite?

Und nun noch etwas: jener blasenförmige Nebenkörper, ganz einerlei, ob links oder rechts gelegen, führt mit seinem verdünnten Ende (Ausführungsgang?) bis an die untere Spaltöffnung des Hauptkörpers — entspricht das den wirklichen Verhältnissen des Eierstocks? Nein. Kannte man denn damals die Bedeutung der Eierstöcke und ihre Beziehungen zum Uterus? Schwerlich!

Es ist mir daher im hohen Grade zweifelhaft, dass jener Nebenkörper als Eierstock aufzufassen ist, — ebenso wie ich es für durchaus zweifelhaft halte, dass der Hauptkörper dem einfachen Uterus des Weibes zu vergleichen sei. Auch Neugebauer will den Körper nicht für einen normalen Uterus halten.

Dass der Nebenkörper keine Gallenblase (Fegato) ist und dass er kein Hoden, ist brauche ich nicht weiter zu begründen.

Was sollen nun jene so zahlreich vorkommenden Bildwerke bedeuten? Was für Körperorgane sollen durch dieselben dargestellt werden? Vorausgesetzt, dass es wirklich Weihgeschenke von Kranken sind.

Meiner Ansicht nach ist der Hauptkörper für die Vagina (die Scheide), der Nebenkörper für die Harnblase (Vesica urinaria) zu halten. Die Spaltöffnung unten stellt die äussere Geschlechtsöffnung, die Schamspalte, dar.

Bei dieser Auffassung ist es leicht erklärlich und verständlich, dass der eine Körper sowohl wie der andere isoliert, einzeln oder dass beide vereinigt vorkommen können; es ist dabei ganz gleichgültig, ob der Nebenkörper links oder rechts liegt. Man muss das Bildwerk nur so halten, dass die Blase nach vorn, die Scheide nach hinten kommt — es hängt die Darstellung eben nur davon ab, ob man die Stücke von links oder rechts betrachtet.

Hält man ein solches Bildwerk so, dass die untere Spaltöffnung senkrecht und die untere Blase — der Nebenkörper — nach oben gerichtet ist, so lässt sich eine gewisse entfernte Ähnlichkeit mit der äusseren Geschlechtsöffnung nicht verkennen.

Gegen meine Auffassung könnte nur eins geltend gemacht werden, nämlich die Anwesenheit von Runzeln oder Wülsten am Mittelkörper, an der Vagina. Bekanntlich hat die Vagina an ihrer Innenfläche Runzeln (rugae), aber nicht an der Aussenfläche. Bei der Naivetät der damaligen Anschauungen erscheint mir diese verkehrte Lagerung der Runzeln von keiner Bedeutung.

Die alten Italier — Männer wie Frauen — hatten von der Gebärmutter und den Eierstöcken geringe oder falsche Vorstellungen, sie konnten diese Organe nicht nachbilden. Die Scheide mit ihren Runzeln und die Harnblase waren eher zugänglich und bekannter, sie konnten nachgebildet werden.

Warum brachten die Frauen derartige Bildwerke den Göttern dar? Wahrscheinlich bei allen nur möglichen Leiden der inneren

weiblichen Organe, vor allem gewiss bei Unfruchtbarkeit. Man darf dabei nicht ausser Acht lassen, dass bei der geringen Kenntnis vom Bau des Körpers die Alten einen genauen Unterschied zwischen Uterus und Vagina nicht machten; sie kannten beides als ein Ganzes — sie bildeten den Teil ab, der ihnen bekannt war; sie meinten wahrscheinlich das Ganze ihrem Gott dargebracht zu haben.

Weibliche Brüste (Taf. III/IV, Fig. 19). Hier bei Gelegenheit der weiblichen Geschlechtsorgane muss ich auch noch einige Bemerkungen über das Vorkommen von weiblichen Brüsten unter den Votivgeschenken machen. Weibliche Brüste sind recht häufig; sie sind auffallend regelmässig und schematisch angefertigt, es sind Halbkugeln; sie haben einen kleinen Rand und sind hohl. Die Schnittfläche ist glatt, lässt ein Loch erkennen zum Aufhängen. Auf der Höhe der Wölbung befindet sich ein kleines Höckerchen: die Brustwarze. Die Grösse ist sehr verschieden. Ein kleines Exemplar hat 6,5 cm im Durchmesser und 5 cm Höhe, ein grosses Exemplar hat 10 cm im Durchmesser und eine Höhe von 7,5 cm. Die von mir gesehenen Brüste waren alle aus Terra cotta, doch sollen auch viel Brüste aus Marmor vorkommen.

Als Anhang mögen noch einige Bemerkungen über das Material der Weihgaben, über ihren Fundort und über die Zeit der Herkunft gesagt sein. Ich bitte ausdrücklich diese Bemerkungen nicht zu scharf zu kritisieren, da ich mich dabei auf ein mir vollkommen fremdes Gebiet begebe. Nur der Vervollständigung wegen, mit Rücksicht auf diejenigen Leser, die keine Archäologen sind, möchte ich einiges hersetzen.

Weihgeschenke aus Metall habe ich selbst gar keine gesehen — ich weiss nicht, ob Weihgeschenke aus Gold und Silber bis auf unsere Zeit gekommen sind; wahrscheinlich nicht, — die alten Römer und Griechen waren sehr praktische Leute, solche wertvolle Sachen wurden damals gewiss auch gut geschätzt und sind deshalb — verschwunden.

Weihgeschenke aus Bronze haben sich vielfach erhalten ich habe gelegentlich von Bronzehänden und Bronzefüssen gelesen.

Weihgeschenke aus Marmor sind vielfach dargebracht worden; abgesehen von dem Rumpf mit geöffneter Leibeshöhle aus dem Vatikanischen Museum in Rom habe ich aber keine gesehen. Doch ist wiederholt über solche marmorne Sachen berichtet worden, in Rom wie in Griechenland.

Am zahlreichsten sind die aus gebranntem Thon gemachten Weihgeschenke — sie haben sich erhalten, weil sie keinen Wert hatten. Sie waren damals gewiss sehr billig — sie wurden wahrscheinlich fabrikmässig dargestellt und den Armen und Kranken um ein Billiges verkauft und im Tempel aufgehängt. Da die Herren Priester keine praktische Verwendung für diese Thonsachen hatten, so blieben sie liegen, bis nach 2000 Jahren sie ans Tageslicht gekommen sind.

Ob man damals auch Weihgeschenke aus Wachs angefertigt hat, wie sie heute noch in gewissen Gegenden beliebt sind? Das weiss ich nicht.

Die aus Terra cotta geformten Gegenstände sind sehr verschieden nach ihrem künstlerischen Wert. Die Herren Archäologen haben sich über den künstlerischen Wert der Eingeweide nicht ausgesprochen, aber wohl über die Köpfe. Es sind darunter sehr schön ausgeführte in edeln Formen. Ob es Porträtköpfe sind?

Die einzelnen Stücke wurden mittelst „Formen“ dargestellt. Im Museo etrusco (Villa Papa Giulio) habe ich solche

Formen gesehen; die einzelnen Stücke sind aber nicht in einer einzigen Form gemacht, sondern es wurden offenbar mehrere Formen benutzt und die Stücke nachher zusammengesetzt. Es scheint, dass die Köpfe aus Vorder- und Hinterteil zusammengesetzt wurden u. s. w.

Dann wurden die fertigen Stücke gebrannt. Schliesslich wurden die fertigen Stücke *angemalt*; ich betone diesen Umstand ausdrücklich; der gelbe Thon wurde nachträglich bemalt und zwar *mit roter Farbe*. Ob alle Stücke rot angemalt wurden, weiss ich nicht, an vielen Stücken erkennt man die aufgetragene ote Farbe sehr deutlich. Besonders gut konserviert hatte sich die Farbe an verschiedenen Stücken des etruskischen Museums. Spuren anderer Farbe habe ich nicht entdeckt.

Woher stammen die vielen Terracòtten? Wo und wie sind sie gefunden?

Ich habe oben im Eingang kurz die Museen angegeben, wo die von mir untersuchten Stücke jetzt aufbewahrt werden. Allein es ist doch gewiss von grossem Interesse, zu erfahren, *wo* jene Stücke gefunden sind — *wie alt* sie sind, aus welcher Zeit sie herstammen.

Leider kann ich auf diese Fragen nur wenig antworten, weil Fundberichte — mit wenigen Ausnahmen nicht vorliegen.

Man hat Weihgaben aus Terra cotta gefunden:

1. In *Nemi*, worüber *Rossbach* im Bulletin des Instituts, Jahrgang 1885 kurz berichtet hat (Scavi presso Nemi); wo die daselbst gefundenen Gegenstände geblieben sind, scheint unbekannt zu sein. In Rom habe ich keine Sachen entdeckt, die aus *Nemi* stammten.

2. Ferner sind viel Weihgeschenke bei Gelegenheit der *Tiber-Regulierung* auf der *Tiber-Insel* bei Rom gefunden worden, woselbst ein altes Heiligtum des Äskulap gestanden hat. Die grosse Menge dieser mannigfachen Gegenstände be-

findet sich im Magazin des Museo nazionale zu Rom unter Schloss und Riegel. Es wäre sehr zu wünschen, dass gerade diese — sehr wertvolle Stücke enthaltende Sammlung geordnet — und dem grossen Publikum zugänglich gemacht würde.

3. Ferner sind Weihgaben aus Terra cotta gefunden worden bei gelegentlichen Ausgrabungen in Civita Lavinia, Civita Castellanea u. s. w. Die Gegenstände werden im etruskischen Museum (Villa di Papa Giulio) in Rom aufbewahrt.

4. Die gut aufgestellten Gegenstände im Magazino archeologico im Orto botanico zu Rom tragen die Inschrift: Stipe votive attributo al sacrario Minerva medica. Sie stammen demnach aus einem Minerva-Tempel. Weiter habe ich nichts ermitteln können.

5. Eine grosse Menge von Weihgaben aus Terra cotta sind in Veji gefunden worden; sie stammen von Ausgrabungen, welche in der Mitte der achtziger Jahre der Kaiser von Brasilien begonnen hatte. Die Weihgaben wurden nach Isola Farnese geschafft und daselbst in einen Schuppen aufbewahrt. Sie werden an die Fremden und Einheimischen verkauft. Zwei Stücke aus Veji sind gelegentlich durch Herrn Professor Loeschcke in Bonn für das Kunstmuseum erstanden worden; sie haben Anlass gegeben, dass ich meine Untersuchungen darüber begonnen habe. Es liegen in Isola Farnese noch grosse Massen leider völlig ungeordnet über einander und unter einander da, — Köpfe, Hände und Füsse — Eingeweide habe ich keine mehr gefunden, — es seien früher viele dagewesen, sie seien verkauft worden; — wer sie gekauft hatte, wohin sie gekommen sind, das wusste man nicht. Wie sollte man das auch feststellen?

Man erzählte mir, dass 1885 der Kaiser von Brasilien im Gebiete der Ruinen des alten Veji ein Stück Land vom Besitzer von Isola Farnese auf 10 Jahre erworben habe, um daselbst Ausgrabungen veranstalten zu können. Es sei daselbst gegraben

worden, und bei dieser Gelegenheit seien insbesondere eine grosse Masse von Terracotta-Weihgeschenken zu Tage gefördert worden, die alle nach Isola Farnese geschafft wurden. Ob noch andere Gegenstände daselbst gefunden worden seien, darüber konnte man mir nichts mitteilen. — Mit dem Tode des Kaisers von Brasilien hätten die Ausgrabungen aufgehört; der Termin ist unterdes erloschen — es wird längst nicht mehr gegraben. Das Herausgeförderte wird allmählich verkauft. Es wäre die höchste Zeit meiner Ansicht nach, dass die römische Regierung die noch übrigen Gegenstände für die Museen in Beschlag nähme.

Ein Fundbericht über die Ausgrabungen von Veji ist mir nicht zu Gesicht gekommen — die Leute in Veji wissen natürlich, an welcher Stelle jene Gegenstände entdeckt worden sind, aber sie vermögen nicht anzugeben, was in jener Lokalität gestanden, ein Tempel oder ein Heiligtum oder eine Heiligstätte? Wem sie geweiht war? Welchem Gotte?

Abgesehen von den beiden kurzen Berichten im Bulletin 1885 im Betreff der Scavi presso Civita Lavinia (Helbig) und der Scavi presso Nemi (Rossbach) habe ich — trotz vielfacher Unterhaltung mit Archäologen und trotz vieler Fragen — nichts ermitteln können, was mich über den Ort der Fundstelle hätte aufklären können. Ich habe selbst gesucht — vergeblich. Schliesslich habe ich es aufgegeben, — für mich waren die Gegenstände selbst von höherem Interesse!

Aus welcher Zeit stammen die aus Terra cotta gebildeten Weihgaben?

Ich glaube die Antwort kurz in folgender Weise geben zu können.

Die Terracotta-Weihgaben stammen aus den letzten Jahrhunderten (IV.—I. saec.) der vorchristlichen Zeitrechnung. Ich weiss sehr wohl, dass diese Antwort die Philologen und Archäologen wenig befriedigen wird, aber

ich will auch nur eine annähernde Zeitbestimmung geben. Die Stadt Veji wurde 396 v. Chr. von Marcus Furius Camillus zerstört — sie ist gewiss noch eine Zeitlang bewohnt worden. Die etwa daselbst bestehenden Heiligtümer und Heiligstätten haben gewiss noch eine Zeitlang bestanden. Danach stammen die Vejischen Terracotten offenbar aus jener älteren Zeit (IV. saec.) sie sind jedenfalls als etruskische anzusehen.

Die in der Nähe von Rom gefundenen Gegenstände (Civita Lavinia und Castellanea) sind unzweifelhaft auch etruskisch, aber über die Zeit des Ursprungs lässt sich nichts aussagen, da wir die näheren Umstände der Funde nicht kennen.

Die auf der Tiber-Insel bei Rom gefundenen Sachen stammen von einem oder mehreren Heiligtümern, die daselbst auf der Tiber-Insel gestanden haben, das scheint sicher zu sein. Danach müssten wir diese Sachen als alt-römisch (nicht etruskisch) bezeichnen. Es ist geschichtlich festgestellt, dass der Äskulapdienst 291 v. Chr. in Rom eingeführt wurde. Wir können danach wohl annehmen, dass die Terracotten mit dem Äskulapdienst in Verbindung gestanden haben, demnach aus der Zeit des III. Jahrhunderts v. Chr. herstammen.

Allein warum sollten die Terracotten nicht noch älter sein? Die daselbst gefundenen Gegenstände sind den Vejischen Weihgaben sehr ähnlich. Wem die Vejischen Weihgaben dargebracht sind, wissen wir nicht; jedenfalls war es nicht Äskulap, sondern ein beliebiger etruskischer Gott. Vielleicht hatten die Römer auf der Tiber-Insel schon vor der Ankunft des Äskulap und seiner Schlange auch Heiltempel? Vielleicht wurde gerade deshalb der Heilgott Äskulap hierher verpflanzt. Dann ist es nur auffallend, dass die römischen Kranken und Bittsteller dem später auftretenden Heilgott Äskulap genau dieselben Weihgaben dargebracht haben sollten, wie viel früher die etruskischen Kranken in Veji.

Aber diese und andere Fragen mögen die Archäologen und Philologen beantworten und entscheiden. Sie haben dabei auch die Möglichkeit, auf gewisse äussere Kennzeichen und Merkmale einzugehen, die meinem Urteil fern liegen, z. B. auf die Gesichts- und Haarform, der Köpfe, auf die Schönheit der Formen, auf das Material u. s. w.

Zum Schluss sei es mir gestattet, noch einmal den Wunsch und die Hoffnung auszusprechen, dass die italienische Regierung baldigst Mittel und Wege finden möge, in Rom eine besondere Abteilung für Weihgaben in einem der grossartigen Museen einzurichten. Hier in Rom sollten die reichen Schätze von Weihgaben, die noch in Veji und an anderen Orten sind, Aufstellung finden, zum Zweck der Studien von seiten der Gelehrten — zum Zweck der Belehrung des grossen Publikums.

Es sei mir gestattet, aus den mitgeteilten Schilderungen und Erörterungen in medizinisch-anatomischer Hinsicht einige Schlüsse zu ziehen und dieselben zu folgenden Sätzen als Ergebnisse zusammenzustellen.

Die alten Italier (Etrusker und Römer haben in den letzten Jahrhunderten vor der christlichen Zeitrechnung bildliche Darstellungen, nicht allein der äusseren, sondern auch der inneren Körperorgane (der Eingeweide) angefertigt.

Sie benutzten diese bildlichen Darstellungen als Weih-Gaben oder Weih-Geschenke (donaria), um durch Darbringung derselben die Götter, insonderheit die Heilgötter, sich geneigt zu machen, indem sie dieselben um Heilung von inneren Krankheiten wie von äusseren Schäden anflehten.

Sie opferten oder widmeten den Göttern bildliche Darstellungen der kranken Glieder oder der kranken Körperteile.

Die bildlichen Darstellungen der ganzen Körper oder einzelner Körperteile sind, soweit es sich um äussere, sichtbare Teile handelt, getreue, oft künstlerische Nachahmungen der betreffenden Teile.

Die bildlichen Darstellungen der inneren Körperorgane (Eingeweide) sind keine Nachahmungen (Kopien) der entsprechenden Körperorgane; die Bilder der Eingeweide geben nur die Vorstellungen wieder, die die Alten sich von den Eingeweiden des Menschen machten. Sektionen menschlicher Leichen sind nicht gemacht worden.

Die Kennntnisse und Erfahrungen in Betreff der Eingeweide entnahmen die Alten den Haustieren, bei Gelegenheit des Schlachtens und des Opferns (Haruspicina).

Die Vorstellungen in Betreff der Eingeweide sind im ganzen und grossen sehr einfach. Man unterschied eine Luftröhre (Trachea), man wusste, dass die Lungen aus zwei seitlichen Hälften (Flügeln oder Lappen) bestehen, man kannte das Herz und dessen Lage zwischen den beiden Lungenhälften.

Ob man den Herzbeutel kannte, ist fraglich — unter den Weihgaben ist kein Theil, der mit Sicherheit als Herzbeutel gedeutet werden könnte.

Ob man eine Vorstellung von der Existenz des Zwerchfells hatte, ist ebenfalls mit Sicherheit nicht zu bestimmen. Die darüber bezüglichen Bilder gestatten eine verschiedene Deutung.

Die Leber stellte man sich vor aus mindestens drei Lappen bestehend. Die Vorstellungen von einem viellappigen Bau der Leber reichen bis auf Vesalius. Man hatte eben nur die lappige Leber der Säugetiere in Erinnerung und übertrug diese Vorstellung in allen Einzelheiten ganz unrichtig auf die Menschenleber. Erst Vesal zerstörte mit kraftvollen Ausdrücken die alten Vorstellung und lehrte, dass die menschliche Leber — im Gegensatz zu der gelappten Leber der Säugetiere — eigentlich lappenlos sei.

Man kannte den Magen und die Därme — die man als gewundene, vielfach als geschlungene Teile sich vorstellte und abbildete. Dass man die verschiedenen Abschnitte des Darmkanals unterschied, ist mir zweifelhaft.

Dass man in jenen Bildwerken keine Speiseröhre (Oesophagus) dargestellt sieht, daraus darf man noch nicht schliessen auf einen Mangel der Kenntnis dieses Organs. Es sind wohl andere Ursachen massgebend gewesen, welche es verhinderten, dies Organ, dessen Existenz wohl gut bekannt sein musste, bildlich nachzuahmen.

Man kannte ferner die Existenz der Milz, der Nieren, der Harnblase. Die Milz wird als ein spindelförmiger Körper, die Nieren als bohnenförmige Organe und die Harnblase als ein kugeliges Gebilde dargestellt. Eine Darstellung der Ureteren (Harnleiter) habe ich nicht gefunden.

Sehr ungewiss sind die Vorstellungen in Betreff der inneren weiblichen Organe, die aus jenen alten Bildwerken gefolgert werden können. Bei der Schilderung jener zahlreichen Streifenkörper (Uteri der Italiener) habe ich bereits meine Bedenken gegen die Meinung geäussert, dass jene einfachen Körper den einfachen Uterus und die daneben liegenden Ovarien (Eierstöcke) darstellten. Meiner Ansicht nach ist der grosse „Streifenkörper" die Scheide (Vagina) und der daneben liegende kleine glatte Körper die Harnblase. Über die Vorstellung, die die Alten von den inneren weiblichen Organen hatten, lässt sich hieraus nichts schliessen.

Über die weiblichen äusseren Organe habe ich nichts zu bemerken.

Ebenso habe ich über die männlichen äusseren Organe nichts zu sagen. Ist meine Ansicht in Betreff der spitzen Körper richtig, so hatten die Alten bereits Erfahrungen über gewisse Krankheiten der männlichen Organe.

Seit ich diese Abhandlung niederschrieb, habe ich noch viele andere Weihegaben in den Museen Italiens und Deutschlands zu untersuchen Gelegenheit gehabt. Ich werde über die Ergebnisse in einer weiteren Arbeit berichten.

Figurenerklärung.

Den Abbildungen sind durchweg Photographien zu Grunde gelegt.

Abgesehen von den römischen Photographien, die ich dem Herrn Dr. Vram und dem Herrn Prof. Dr. E. Petersen verdanke, sind alle andere Photographien hier in Königsberg i. Pr. von Herrn Kirbus nach den Originalen meiner kleinen Veji-Sammlung angefertigt. Es sei hier Herrn Kirbus für seine grosse Gefälligkeit nochmals bestens gedankt.

Tafel I/II.

Fig. 1. Rechte Kopfhälfte. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 2. Linke Kopfhälfte. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 3. Linke Hand. Volarfläche. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 4. Linke Hand.[1]) Volarfläche. Die Finger fehlen. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 5. Bruchstück einer menschlichen Figur mit geöffneter Leibeshöhle. (Veji-Königsberg i. Pr).

Fig. 6. Marmorner Thorax. (Rom-Vatikan. Gallerie der Statuen. 384.)

Fig. 7. Bruchstück einer menschlichen Figur aus Marmor mit geöffneter Leibeshöhle. (Rom. Vatikan. Gallerie der Statuen 382).

Fig. 8. Bruchstück eines menschlichen Rumpfes mit geöffneter Leibeshöhle. (Akadem. Kunstmuseum der Universität Bonn.)

Fig. 9. Bruchstück einer menschlichen Figur mit geöffneter Leibeshöhle. (Veji-Königsberg i. Pr.)

---

[1]) Im Text habe ich den Körper, der der Hand fest anliegt, als eine Geschwulst gedeutet. Nachträglich bin ich von dieser Deutung zurückgekommen, infolge anderweitiger Beobachtungen. Es handelt sich hierbei wohl nicht um eine Geschwulst, nicht um ein krankhaftes Produkt, sondern um einen auf der Hand ruhenden Körper, vielleicht um eine Frucht.

Tafel III/IV.

Fig. 10. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Oberer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 11. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Unterer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 12. Bruchstück eines menschlichen Rumpfs mit geöffneter Leibeshöhle. (Rom. Magazin des Museo nazionale).

Fig. 13. Convolut von Darmschlingen. (Rom. Magazin d. Museo nazionale).

Fig. 14. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Oberer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 15. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Unterer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 16. Unversehrte Eingeweide-Tafel. (Rom. Magazin d. Museo nazionale).

Fig. 17. Unversehrte Eingeweide-Tafel (Rom. Magazin d. Museo nazionale).

Fig. 18. Krankhaft verbildete Eichel (Glanspenis.[1]) (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 19. Weibliche Brust. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 20. Vagina oder Scheide (Utero-Vulva). (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 21. Dasselbe Gebilde mit rechts anliegendem Nebenkörper. (Harnblase, Vesica urinaria) (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 22. Wie Fig. 18.

Fig. 23. Männliches Glied (Penis) nebst Hoden im Profil, um die rüsselförmig vorragende Vorhaut (Präputium) deutlich sichtbar zu machen. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 24. Isolierter Nebenkörper (vgl. Fig. 21) d. Vagina (Utero) als Harnblase gedeutet. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 25. Vagina oder Scheide mit links anliegendem Nebenkörper, (Harnblase) wie vorherg. Fig. 20 u. 21. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 26. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 27. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Unterer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Fig. 28. Bruchstück einer Eingeweide-Tafel. Unterer Abschnitt. (Veji-Königsberg i. Pr.)

Die Erläuterung der Einzelheiten jeder Figur muss im Text gesucht werden.

---

[1]) Nachträglich bin ich an der im Text gegebenen Deutung irre geworden. Vielleicht liegt eine vergrösserte Nachbildung der erkrankten Brustwarze vor? Eine Entscheidung muss weiterer Forschung vorbehalten werden.

Aus dem anatomischen Institut zu Erlangen.

ÜBER DIE TEILUNGSERSCHEINUNGEN DER EIZELLEN IN DEGENERIERENDEN FOLLIKELN DES SÄUGEROVARIUMS.

VON

ARNOLD SPULER,
ERLANGEN.

Mit 16 Figuren auf den Tafeln V/VI.

Auf der vorjährigen Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Tübingen habe ich auf das Vorkommen mitotischer Teilungsfiguren in atretischen Follikeln des Säugerovariums, welche in der Zelle central eingestellt sind und eine sehr stark entwickelte, bis zu der peripheren Zone des Zellenleibes reichende Polstrahlung besitzen, hingewiesen und ein diesbezügliches Präparat demonstriert [1]). Von der im Druck sieben Zeilen einnehmenden Mitteilung sind zwei der Bemerkung gewidmet, dass ich aus gewissen Rücksichten nicht näher auf diese Frage eingehen wolle. Da indes J. Sobotta [2]) seither den Gegenstand behandelt, und es unternommen hat, an der Hand einer Reihe „schlagender" Abbildungen eine andere Auffassung meines Präparates zu beweisen, sehe ich mich genötigt, die Frage nach dem Verhalten der Eizellen in atretischen Follikeln eingehender zu behandeln, zumal einige meiner Befunde mir von grösserem Interesse für die Lehre der Mitose und die Auffassung der Chromosome überhaupt zu sein scheinen.

Es thut mir recht leid, dass ich die für die „Verhandlungen" bestimmte Abbildung des demonstrierten Präparates

---

1) In den gedruckten „Verhandlungen" sind diese Demonstrationen, ebenso wie die Demonstrationen zu meinen anderen Vorträgen versehentlich nicht aufgeführt.

2) Sobotta, J., Über die Bedeutung der mitotischen Figuren in den Eierstockseiern der Säugetiere. Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Richtungsspindel der Säugetiere, in: Festschr. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1899, S. 187 bis 192, mit 1 Tafel.

seiner Zeit nicht mehr rechtzeitig fertig stellen konnte. Denn, da Herr J. Sobotta das aufgestellte Präparat nicht ansah, obgleich er mir damals schon mitteilte, dass er meine Auffassung nicht teilte, so hätte ihn wohl ein Vergleich der Abbildung (Fig. 10) mit seinen Bildern (cfs. Fig. 12a) davon überzeugt, dass es sich da doch um etwas anderes handelt, als was er vor Augen gehabt hat.

Seit W. Flemmings[1]) grundlegender Arbeit sind von mehreren Autoren Angaben über die Richtungsspindelbildung in Ovarialeiern gemacht worden, sodass ich die zumeist sich findenden Bilder als im allgemeinen bekannt ansehen darf. Einige Punkte möchte ich indes doch näher berühren. Früher hat J. Sobotta[2]) sich folgendermassen geäussert: „Von weiterer Übereinstimmung in der Bildung der Richtungskörper bei der Maus mit anderen Objekten sei hier zunächst nochmals auf das vollständige Fehlen eines Centrosoms und einer Polstrahlung hingewiesen.“ Nunmehr schreibt er S. 192 von den ersten Richtungsspindeln: „Diese central gelegenen Richtungsspindeln besitzen Polstrahlungen und Centrosomen“, um gleich darauf zu berichten: „Bei der Maus habe ich auch an den grossen Mitosen der ersten Richtungsspindel keine[3]) Centrosomen gesehen, glaube aber doch, dass ich sie hätte sehen müssen, wenn sie existierten, — —. Auch der Umstand, dass Reste des sogen. Dotterkerns, der ja wohl das Eicentrosoma im wesentlichen darstellen resp. enthalten dürfte, ganz ausserhalb der Spindelfigur im Ei sich nicht selten finden, dürfte für Abwesenheit der Centrosomen sprechen.“ Leider ist aus Sobottas Arbeit nicht ersichtlich, an welchen Säugern er die Beobachtungen

1) Flemming, W., Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graafscher Follikel, in: Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1885, S. 221—244.

2) Sobotta, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895, S. 15—93, T. II—VI, siehe S. 56.

3) Von mir gesperrt.

gemacht, auf Grund deren er den ersten Satz aufstellt, um dessen zweite Aussage für sein Objekt, die Maus, sofort zu negieren. H. Rabls[1]) äusserst vorsichtige Äusserungen berechtigen ihn hierzu sicherlich nicht.

Wenden wir uns zur Frage nach der Existenz von Polstrahlungen bei der Richtungskörperbildung des Säugetiereies, so ist zunächst in Erinnerung zu bringen, dass W. Flemming in seiner ersten Mitteilung über diese Dinge auf Taf. X Fig. 5 an beiden Polen einer zweiten Richtungsspindel vom Kaninchen eine kurze deutliche Polstrahlung abgebildet hat — eine Beobachtung, die J. Sobotta[2]) seiner Zeit vor der schroffen Negierung des Vorkommens einer solchen Strahlung hätte behüten sollen. Dies hätte auch G. Belloncis Angabe aus dem Jahre 1885[3]) bewirken können, der S. 286 schreibt: „Solo poche volte ho veduto nel protoplasma polare pallide traccie de astri". Diese Polstrahlungen habe ich beim Meerschweinchen — und auf dieses allein beziehen sich die folgenden Angaben, wenn anderes nicht ausdrücklich vermerkt — nur selten, und stets nur mehr weniger andeutungsweise ev. mit fontainenartig gekrümmten Strahlen bei der gewöhnlichen, kleinen Form der zweiten Richtungsspindel beobachtet (s. Fig. 1)[4]). Deutlicher ist die Strahlung bei den grösseren Spindeln, vielleicht bei der

1) Rabl, H., Zur Kenntnis der Richtungsspindeln in degenerierenden Säugetiereiern, in: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. 106. Bd. 3. Abt. 1897. S. 95—106 mit 1 Tafel. Siehe S. 99.

2) Auf S. 57 (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45) führt Sobotta Flemming, allerdings in eckiger Klammer, unter den Autoren auf, bei denen diese Gebilde (i. e. die Centrosomen) „eigentlich auch" in den Abbildungen fehlen — dass Flemming Polstrahlungen abbildet, wird nicht erwähnt.

3) Bellonci, G., Del fuso direzionale e della formazione di un globulo polare nell' ovulo ovarico di alcuni mammiferi, in: atti della R. Accad. dei Linc. A. CCLXXXII. Rendi conti. Vol. I, p. 285—286. 1885.

4) Das in Fig. 1 abgebildete Ei liegt in einem mittelgrossen Follikel, dessen Discus proligerus wohl erhalten ist, dessen Granulosa chromatolytische Erscheinungen, am wenigsten in der Nachbarschaft des ziemlich losgelösten Discus, aufweist. Das Tier befand sich in der Mitte der Gravidität.

Maus, bei der sie indes ebenfalls vorkommen, weniger als beim Meerschweinchen, da J. Sobotta, obgleich gerade diese Bildung für unsere Meinungsverschiedenheit von grosser Bedeutung ist, keine abbildet.

Diese Strahlungen sind aber ebenfalls nicht besonders ausgeprägt und bleiben bei annähernd centraler Lage der Spindel weit ab von der Grenze des Zellenleibes.

Bei der Maus wird in der Regel nur ein Richtungskörper nach J. Sobottas Angabe gebildet, den er dann als zweiten anspricht. Ich habe mich vergeblich bemüht in seinen Arbeiten eingehende Angaben über die Entstehung und Teilung der chromatischen Elemente dieser Spindeln zu finden, welche der Deutung als ausreichender Beleg dienen könnten. Mag er aber auch hierin recht haben, mögen auch seine Erfahrungen dafür sprechen, dass nur selten zwei Richtungskörper gebildet werden, jedenfalls giebt es merkwürdige, nach seiner Auffassung wohl als individuelle Varietät zu deutende Ausnahmen; denn er berichtet uns in seiner letzten Schrift[1]) auf S. 190 Anm. 1 von einer Maus, in deren Ovarium von neun fast reifen Follikeln acht Eier in der Bildung des ersten Richtungskörpers begriffen waren. Vom neunten Ei fehlt der entscheidende Schnitt. Also die überwiegende Mehrzahl der Eier, wenn nicht Alle, bildeten in dem Falle den ersten Richtungskörper. Bei dem grossen Interesse dieser Frage und da bei andern Säugern die Bildung nur eines Richtungskörpers nicht als Regel angegeben wird, wollte ich nicht versäumen, diesen interessanten Befund Sobottas hervorzuheben. Beiläufig bemerkt, ist mein verehrter Chef, Herr Prof. L. Gerlach, bei seinen vor vielen Jahren unternommenen Untersuchungen über die Maus zu der Ansicht gekommen, dass auch bei diesem Tier in der Mehrzahl der Fälle zwei Richtungskörper gebildet werden. Ein Übersehen

---

[1]) Festschr. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1899.

eines Richtungskörpers kann bei ungünstiger Schnittrichtung leicht vorkommen, da sich derselbe nicht selten dem Ei glatt anlegt, wie das, wenn auch nicht in extremem Masse auf Fig. 5 zu sehen ist.

Nachdem ich diese Bemerkungen über die Richtungskörperbildung vorausgeschickt, — die Centrosomfrage wollen wir später ins Auge fassen — wende ich mich nunmehr eigentümlichen Vorkommnissen zu, welche ich im Anschluss an die Bildung eines Richtungkörpers gesehen habe.

Das Ei, von dem ich in den Figuren 2, 3 und 4 drei auf einander folgende Schnitte abbilde, entstammt dem Ovarium eines 17 Tage graviden Meerschweinchens. Es liegt in einem ziemlich grossen Follikel, dessen Granulosa in den an den Liquor grenzenden Teilen chromatolytische Erscheinungen zeigt, ebenso an dem noch 1—2schichtigen Discus proligerus. Vor dem in Fig. 2 abgebildeten Schnitte enthalten noch drei Teile dieses Eies, der letzte von diesen zwei, grössere Vakuolen. Die Figur 2 zeigt die bekanntlich zumeist schräg zur Oberfläche eingestellte zweite Richtungsspindel mit einem sich an die circumpolar gelagerte Aufhellungszone anschliessenden dunkleren Bezirk des Zellenleibes, ausserdem bei x ein eigentümliches Gebilde, das vielleicht als ein Rest des Balbianischen Dotterkernes gedeutet werden könnte. Die Abbildungen 3 und 4 der folgenden Schnitte bringen uns neben stärker vakuolisierten Bezirken des Eies den gebildeten ersten Richtungskörper, der isolierte chromatische Elemente von eigentümlicher Gestalt, in Figur 4 auch einige achromatische Fäden aufweist. Diese Elemente bestehen grossenteiles aus einem Paar gespaltener Chromatinbrocken, sie erinnern lebhaft an einige von Flemming (l. c.) seiner Zeit in Fig. 19 abgebildete. Wenn auch nicht so ausgesprochen, so findet sich ein Zerstreutwerden der Chromosomen im Richtungskörper doch ziemlich häufig, worauf ja schon mehrfach hingewiesen worden ist. Zunächst erinnert einem ihre Form an die Vierergruppen,

wie wir sie so vielfach zu Beginn der Eireifung und in den entsprechenden Stadien der Spermatogenese kennen gelernt haben, da aber die erste Teilung hier schon erfolgt ist, können sie natürlich nicht so gedeutet werden. Doch finden sich auch Vierergruppen nach Bildung des ersten Polkörperchens[1]). Besonders möchte ich auf die in Fig. 3 bei v sichtbare Vakuole hinweisen, welche nur noch von einer ganz dünnen Protoplasmahülle peripher umzogen ist. Auch noch weiter herausragende konnte ich beobachten, ebenso erst weniger über die Zelloberfläche vorstehende. Es ist sehr nahe liegend, diese Bilder dahin zu deuten, dass die durch Konfluenz der in degenerierenden Eizellen auftretenden kleineren Vakuolen (siehe Fig. 3, 4 und 6) entstandenen Blasen ihren Inhalt schliesslich nach aussen entleeren. Vielleicht ist dieser Prozess eine wesentliche Ursache für die vielfach sich findende Kleinheit der Eizellen in schon weiter in der Degeneration vorgeschrittenen Follikeln.

Von allgemeinerem Interesse aber sind wohl die folgenden im Anschluss an die Bildung des ersten Richtungskörpers beobachteten Erscheinungen, die ich in den Abbildungen 5, 6 und 7 illustriert habe.

Das Ei der Figur 5, von einem 17 Tage graviden Tiere, liegt in einem kleineren Follikel, dessen Granulosa bis auf wenige Zellen resp. Zelltrümmer verschwunden ist, und dessen Höhlung von neugebildetem Bindegewebe erfüllt ist, das mit einer Zellenlage sich von dem das Ei umgebenden leeren Hofe — wohl durch Schrumpfung vergrössert — absetzt. Von einer Zona ist, wie auch am vorhin besprochenen und den Eiern der Figuren 6 und 7 nichts erhalten; wie weit dies durch die zur Fixierung verwandte Pikrin-Sublimat-Essigsäure verursacht ist, ist schwer anzugeben. Vor und hinter dem abgebildeten Schnitte liegen je zwei, in denen das Ei noch getroffen ist. In dem

[1]) Vergl. O. Van der Strichts Thysanozoon-Arbeit in Arch. d. Biologie. T. XV, 1897.

unmittelbar vorhergehenden finden sich in der deutlich abgesetzten Innenzone des Zellenleibes zwei dunkle Partien, die eine hellere, mehr körnige Substanz in ihrem Innern enthalten.

Die Abbildung 5 zeigt den dem Ei platt anliegenden ersten Richtungskörper (I. Rk.). In ihm findet sich, wie die Kombination mit dem folgenden Schnitt ergiebt, ein körniger, gespaltener, gewundener Chromatinfaden, der sich an seinem unteren Ende gabelt[1]).

In der Zelle liegen an der Grenze zwischen der später vakuolisierten Innen- und der feineren Aussenzone des Zellenleibes isolierte, zum Teil deutlich längsgespaltene Chromatinteile (bei x). Bei k sieht man ein isoliertes Element im Begriffe, sich zu einem bläschenförmigen Kerne umzubilden, wie dies in Figur 6 ausser bei zweien bei sämtlichen Elementen der Fall ist. Der Prozess ist abgelaufen in Figur 7. Alle drei Bilder fanden sich in einem Ovarium.

Figur 6 stammt aus einem mittelgrossen Follikel mit chromatolytisch zerfallener Granulosa, dessen Theca an der dem Ei benachbarten Seite schon herein gewuchert ist. Der erste Richtungskörper ist gebildet, aber in dem abgebildeten Schnitte nicht getroffen. Im vorhergehenden findet sich im Ei, gegenüber dem Richtungskörper eine eigentümliche Bildung, die sich zusammensetzt aus einer unregelmässigen, dunkleren, körnigen Masse und einer excentrisch darum gelagerten helleren nach aussen sich erheblich verdunkelnden Zone, die durch einen gleichsinnig excentrischen hellen Ring mit ziemlich scharfer Grenze vom übrigen Zellenleib abgesetzt erscheint.

Figur 7 ist aus einem mittelgrossen Follikel, dessen chromatolytische Granulosazellen isoliert sind, dessen Diskus ganz

1) Das Vorhandensein eines einzigen Fadens in abgeschnürten Richtungskörpern hat J. Sobotta ebenfalls beobachtet. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, S. 52.

zerfallen ist. Der erste Richtungskörper ist auch bei diesem Eie schon gebildet. Eigentümlich ist die abgebildete Innenzone des Eies gebaut — wohl das gleiche Gebilde, das ich vom vorhergehenden Eie genauer geschildert habe.

Diese merkwürdigen Verhältnisse der Bildung richtiger kleiner Kerne aus isolierten Chromosomen stehen nicht isoliert da. Ich erinnere einmal an die Angabe O. van der Strichts[1]) über die Umbildungserscheinungen an den Chromosomen der mehrere Wochen oder Monate bestehen bleibenden ersten Richtungsspindel des Thysanozooneies. Neben einer Dickenzunahme, wobei das Chromatin einen Mantel um eine wenig färbbare, homogene oder zuweilen pseudoalveolär gebaute Substanz bildet, kommt es auch zu einer Aufblähung der Chromosomen. Diese haben dann Bläschenform und gleichen Kernen, welche zum Ruhestadium zurückkehren (siehe seine Figur 41, Taf. XVIII).

Ferner ist auf die merkwürdigen Erscheinungen hinzuweisen, die Pfeffer[2]), und Gerassimoff[3]) experimentell bei Pflanzen (Spirogyra vor allem) hervorgerufen haben.

Sehr erfreulich ist, dass ähnliches auch bei Tieren, bei Cyclops, jüngst von V. Haecker[4]), der von Pfeffer auf S. 11 gegebenen Anregung folgend, durch Ätherisieren der Eier erzeugt wurde. Haecker meint l. c. S. 19, dass die grossen Übereinstimmungen zwischen tierischen und pflanzlichen Keimzellen

---

1) O. Van der Stricht, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermatocentres dans l'œuf de Thysanozoon brocchi. Arch. d. Biol. T. XV. 1897, S. 367–461.

2) Pfeffer, W., Über die Erzeugung und physikalische Bedeutung der Amitose, in: Ber. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. m.—n. Cl. 1899.

3) Gerassimoff, J., Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bubl. Soc. Imp. des Sc. Nat. Moscou Nr. 1, 1892.

4) Haecker, V., Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge, in: Anat. Anz. Bd. 17, Nr. 1, S. 9—20, 1900.

in Auftreten und Bau ihrer chromatischen Elemente auf ursprüngliche Strukturverhältnisse hinweise. Speziell sieht er darin, dass (l. c. S. 30) „wie dies nicht nur bei Cyclops, sondern auch bei verschiedenen anderen Metazoen der Fall ist, schon bei der normalen Furchung die Tochterkerne durch Verschmelzung mehrerer selbständig gebildeter Teilkerne entstehen" — — „ein primitives Merkmal . . ., welches darauf hinweist, dass der Furchungskern des Metazoen-Eies ursprünglich ein Kompositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilkernen darstellt. Wenn auch bei Haeckers Versuchen die Zellen nicht so gestört waren, dass sie nicht mehr in normale Entwickelungsbahnen zurückkehren konnten, andererseits in dem von Ovarialeiern des Meerschweinchens oben beschriebenen Verhalten eine Rückkehr zu normalen Verhältnissen ausgeschlossen ist, so zeigt sich doch ihnen beiden gemeinsam eine auffallende Selbständigkeit der einzelnen Chromosomen nach abgelaufener Zellteilung resp. Richtungskörperbildung — eine Selbstständigkeit, die wohl nicht nur nach der Metakinese vorhanden sein wird. Dies spricht dafür, dass die einzelnen Chromosome eben nicht nur als isolierte Chromatinansammlungen des Zellkernes, sondern als Organe des Zellenlebens, wenigstens zeitweilig isolierte Organe, aufzufassen sind, in denen Potentia sämtliche zur Bildung eines Kernes notwendigen Bestandteile und Fähigkeiten enthalten sind.

Nicht selten stösst man in Säugerovarien auf zweikernige Eier in Follikeln sämtlicher Stadien, von den jüngsten ab; nach meinen Erfahrungen in diesen und atretischen Follikeln etwas häufiger. Diese zwei Kerne kann man aber nicht wohl aus Prozessen, wie die oben geschilderten, entstanden annehmen. Denn einmal findet man sie schon bei der Sonderung des Materials der Pflügerschen Schläuche, also in sehr früher Zeit, zum andern verhalten sich diese Kerne, jeder einzelne, nach Bau und Grösse, wie normale Eikerne. Ein Ausbleiben der Zell-

teilung, nach einer letzten mitotischen Teilung der Ureizellen, dürfte wohl die Veranlassung zur Entstehung dieser abnormen Bildungen sein [1]).

Was ist wohl das Schicksal der im Anschluss an mitotische Prozesse entstandenen vielkernigen Eier? Öfter findet man in unregelmässiger Weise fragmentierte Eier, deren Teilstücke verschieden weit selbständig geworden sind — durch Zerfall in einzelne Territorien, sehr oft den Kernen entsprechend, dürften diese entstehen. Bei der Ratte hat Henneguy [2]) in solchen Gebilden rudimentäre, kleine Spindelfiguren gefunden und sie in Zusammenhang gebracht mit den häufig von ihm schon beobachteten isolierten Chromosomen; den Nachweis einer Umbildung der einen in die andern ist er uns allerdings schuldig geblieben. Er meint S. 30 l. c.: „Chaque fragment chromatique se comporte comme un petit noyau rudimentaire et devient un centre d'attraction ou d'orientation pour les filaments achromatiques". Letztere Auffassung dürfte nicht ganz zutreffend sein für die Mehrzahl der Fälle, doch will ich an dieser Stelle nicht näher hierauf eingehen.

Bei Cavia hat weder einer der früheren Beobachter noch ich selbst eine mitotische Figur in schon geteilten Eizellen gesehen; da doch schon eine grosse Menge Materiales hierauf angesehen worden ist, und fragmentierte Eier doch recht häufig sind bei Cavia, die überhaupt, auch nach anderer Autoren Erfahrung, die meisten unter Teilungserscheinungen zu Grund

1) In neuerer Zeit sind diese Verhältnisse, speziell beim Menschen, wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen. (cfs. nmtl. W. Stoeckel, Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53, 1898). Ich glaube nicht, dass der Nachweis der Entstehung durch direkte Kern- und event. folgende Zellteilung (bei mehreiigen Follikeln) für normale Follikel geführt ist und stimme in der Auffassung dieser Fälle mit F. Meves (Ergebn. d. Anat. u. Entwgesch. Bd. 8, S. 517) überein.

2) Henneguy, L — F., Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres vertébrés, in: Journ. de l'anat. et de la phys. T. XXX, p. 1—39. Tab. I et II. 1894, p. 7, 8. Fig. 4, 5, 6.

gehenden Eier von den bisher untersuchten Säugern besitzt, so sind solche Spindelbildungen, wenn sie überhaupt vorkommen, exceptionell selten.

Alle vielkernigen Eier entstehen sicherlich nicht in der oben angegebenen Weise. Einmal sind Bilder, die als Stadien einer direkten Kernzerschnürung gedeutet werden könnten, in degenerierenden Follikeln, wenn auch recht spärlich, auffindbar, zum andern werden wir nachher andere mitotische Prozesse kennen lernen, die ebenfalls zur Chromosomenzerstreuung und dann auch zu deren Folgen führen können.

Die Frage nach dem Vorkommen in zwei gleichmässige Stücke geteilter Eizellen hat eine grössere theoretische Bedeutung. Sobotta hat jüngst[1]) gemeint, wenn meine Deutung der strittigen Figur richtig wäre, so müsste ich auch eine solche gleichmässige Teilung nachweisen. „Wie denken sich übrigens" fährt er fort, „die betreffenden Autoren das Resultat dieses [Teilungs-] Vorganges? Es müssten zwei Zellen nach Art der beiden ersten Furchungszellen innerhalb der Zona (besser Membrana) pellucida entstehen — —." Solche sind aber in der That wiederholt beschrieben und abgebildet worden — da ich dies als bekannt voraus setzte, habe ich geglaubt in der ganz kurzen Mitteilung nicht dies erwähnen zu sollen. Man findet solche zweigeteilten Eier bei J. Janošik[2]) Taf. IX Fig. 3 und bei H. Rabl in Fig. 8[3]), dieses allerdings mit vielkernigen Zellen, und mehreren kleineren kernhaltigen Zellen in nicht abgebildeten Schnitten. Janošiks Figur 3 zeigt daneben zwei Richtungskörperchen.

Ich führe in den Figuren 13, 14, 15 drei aufeinanderfolgende Schnitte durch ein solches zweigeteiltes Ei mit zwei Richtungs-

[1]) In: Festschr. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1899, S. 191/192.
[2]) In: Arch. mikr. Anat. Bd. 48.
[3]) In: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. mn. Cl. Abt. 3, Bd. 56.

körpern vor, davon Fig. 14 nur in Konturskizze. Eine Beschreibung dürfte sich erübrigen. Das Ei stammt aus dem Ovarium eines gegen Ende der Gravidität getöteten Tieres. Es liegt in kleinem Follikel mit gewucherter Theka. Die Follikelhöhle ist von eingewuchertem Bindegewebe erfüllt, das sich in einer Zellenlage von der Zona des Eies scharf absetzt. Nur ganz vereinzelt finden sich Elemente, die ich als Granulosatrümmer ansprechen möchte. Dies ist nicht der einzige Fall einer Teilung, den ich beobachtet habe. Ich erwähne einen weiteren, in dem keine Richtungskörperchen aufzufinden waren, und weiter den in Fig. 16 dargestellten, einer aus sechs Schnitten kombinierten Abbildung. Hier finden sich in den grossen Zellen viele Kerne verschiedener Grösse und daneben fünf kleinere, dunkler gefärbte, kernhaltige Zellen, über deren Herkunft ich nur Vermutungen aussprechen könnte, die bei der Möglichkeit einer vorausgegangenen Richtungskörperbildung und der Vielkernigkeit der grossen Zellen auf der Hand liegen.

An Präparaten, welche von graviden Mäusen stammten, habe ich mich davon überzeugt, dass auch dort sich solches, und zwar an meinem Material gar nicht selten, findet. — Wie es möglich war, dass Sobotta an seinem Material, dessen ausserordentliche Menge er wiederholt betont hat, dergleichen nie gesehen, ist mir ein Rätsel, insbesondere, da er doch, bevor er so prononciert Stellung nahm, seine Serien gerade auf diese Bilder hin genau durchgesehen haben muss.

Ich meine nach diesen Befunden von Rabl, Janošik und mir an Cavia und den eben erwähnten an der Maus kann ich den Beweis des Vorkommens in zwei gleichgrosse Zellen geteilter Ovarialeier (event. nach doppelter Richtungskörperbildung) für Cavia und Maus als geführt ansehen.

Eine mitotische Figur, welche zu solcher gleichmässiger Teilung der Eizelle führen könnte, hat Janošik nicht gesehen;

wohl aber hat H. Rabl in seiner Fig. 7 eine grosse, aber nicht normale Spindel in einem Ei abgebildet, dem zwei Richtungskörper anliegen. „Die abgebildete Mitose ist somit", meint er S. 104, „nicht eine Richtungsspindel, sondern die erste Furchungsspindel eines parthenogenetisch sich teilenden Eies. Da trotz der Arbeiten von Henneguy und Janošik an dem Vorkommen einer, wenn auch nur höchst unvollkommenen Parthenogenese von Säugetieren gezweifelt wird, so teile ich ausser dieser Figur noch zwei weitere Furchungsstadien mit."

Es ist mir nicht klar, warum J. Sobotta diese Befunde früherer Autoren, speziell die H. Rablsche Figur 7 und seine Deutung derselben in seiner Bekämpfung meiner Ansicht gar nicht erwähnt, während er doch andere Abbildungen Rabls bespricht? und doch ist gerade diese Figur 7 von der grössten Bedeutung für unsere Meinungsverschiedenheit.

Da die Rablsche Figur nur eine geringe Grösse der Spindelfigur und eine recht schwache Polstrahlung zeigt, und also angezweifelt werden könnte, dass sie eine Halbierung des Eies herbeiführen könnte, habe ich die in Figur 10 wiedergegebene Eizelle der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Tübingen wegen des damals vor kurzem von Sobotta an dem Vorkommen solcher Prozesse geäusserten Zweifels demonstriert, und ausser Herrn Sobotta, der das Präparat aber, auch nach dem Wortlaut seiner letzten Publikation zu schliessen, gar nicht ansah, hat mir keiner der Herren, so viel ich mich erinnere, hinsichtlich der Deutung des Bildes Zweifel geäussert.

Hier sei zunächst Figur 9 besprochen. Das Präparat stammt von einem 11 Tage trächtigen Meerschweinchen. Das Ei liegt in einem kleinen Follikel, der in ziemlicher Menge isolierte chromatolytische Granulosazellen enthält. Die Theka ist stark verdickt, gewuchert, die Zona um das Ei macht einen verquollenen Eindruck. Ein Richtungskörper ist gebildet, vor und hinter dem abgebildeten liegen je zwei das Ei noch treffende

Schnitte. Die Spindel ist in der Mitte eingeschnürt, auf ihrer rechten Seite sind zwei abnorm isolierte Fasern zu sehen. Auffallend ist die zipfelartige Verlängerung der Spindelpole. An diesen sieht man eine Aufhäufung dunklerer, gekörnter Substanz und an dem unteren ganz in den Schnitt gefallenen Pol eine dem Pol gegenüber auf eine beträchtliche Strecke deutlich bis zur Zelloberfläche verfolgbare Strahlung.

Es handelt sich um ein Ei, das seinen ersten Richtungskörper schon abgeschnürt hat. Als erste Richtungsspindel wird man diese grosse Spindel in dem Falle also sicher nicht deuten können. Die zweite, resp. einzige, ist nach Sobottas Meinung stets bedeutend kleiner — als zweite wird er sie daher auch nicht deuten wollen — wie soll man sie dann anders auffassen, denn als Furchungsspindel resp. als eine Spindel, die abnormer Weise das ganze Ei in zwei annähernd gleiche Teile zerlegen würde, wenn die Entwickelung unseren sonstigen Erfahrungen über die mitotische Zellteilung entsprechend, fortschreiten würde?

Nun ist aber bei den Ovarialeiern von Cavia die zweite Richtungsspindel nicht immer so, wie sie nach Sobottas Angaben bei der Maus ausschliesslich sich findet, aber sie liegt immer auch bei langgestreckter Form mehr weniger excentrisch und übersteigt nicht die Länge der ersten Richtungsspindel. Hier aber sind ausser der genau centralen Lage die an beiden Polen (in dem abgebildeten Schnitte nur am untern) bis zur Zellperipherie ziehende Polstrahlung und die Grösse des Gebildes als Momente anzuführen, welche einer Deutung als II. Richtungsspindel entschieden entgegenstehen. Ich führe zur Erläuterung einige Zahlen an: das Verhältnis von Spindellänge zum parallelen Zelldurchmesser ist in Sobottas[1]) Fig. 1 gleich 0,443, in

[1]) In: Festschr. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1899.

Fig. 2 gleich 0,444 bei meiner Fig. 9 gleich 0,544, andererseits bei der typischen zweiten Richtungsspindel von Sobottas Fig. 5 gleich 0,282, endlich bei der einzigen, allerdings recht kurzen, Richtungsspindel meiner Fig. 1 gleich 0,2. Der Vollständigkeit der Beschreibung halber sei hier auf das stärker lichtbrechende, dunkler gezeichnete Körnchen am unteren Spindelpole hingewiesen. Oben war derartiges nicht festzustellen.

Figur 8 bezieht sich auf ein Ei eines 11 Tage, nachdem es geboren hatte, getöteten, nicht graviden Tieres. Es liegt in einem gelockerten, aus degenerierten Zellen bestehenden Diskus, der nahe der Wand in einem kleinen Follikel sich befindet, von dessen Granulosa nur noch einzelne, meist wandständige chromatolytische Zellen erhalten sind. Die Abbildung zeigt einen Richtungskörper und eine — nach den vorausgehenden und nachfolgenden Schnitten zu schliessen — wenig excentrisch gelagerte Spindel von bauchiger Gestalt, mit stumpfen Polen. Die Polstrahlung ist unten viel besser entwickelt als oben, erreicht aber nicht die Zellperipherie. An beiden Polen findet sich, dunkler umgrenzt, eine helle Zone, die oben ziemlich scharf abgesetzt ist. Unmittelbar um die Pole liegt beiderseits ein Kranz unscharf begrenzter dunkler Körnchen. Im Zellenleib liegen zahlreiche grössere Vakuolen, daneben zwei dunklere stäbchenartige Gebilde. Das Verhältnis der Spindellänge zum Zelldurchmesser beträgt 0,414, also annähernd soviel als die entsprechende Zahl bei den Sobottaschen ersten Richtungsspindeln.

Auffallend ist die Ähnlichkeit des Befundes an den Polen mit dem, was vor kurzem E. Fürst[1]) auf Tafel IX Fig. 24b von einer abnormen Richtungsspindel von Ascaris megalocephala abgebildet hat. Gleichwohl möchte ich schon hier hervorheben,

[1]) Fürst, Ed., Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52, S. 97—133, Taf. 8 u. 9. 1898.

dass ich das helle abgegrenzte Polgebilde in meinem Falle nicht ohne weiteres, wie er es bei Ascaris thut, für ein Centrosom ansprechen möchte.

In dem abgebildeten folgenden Schnitt zeigt sich neben kleineren Spindelteilen, unter der in Fig. 8 an den Vakuolen kenntlichen Stelle ein hellerer Körper, etwa von der Grösse des am oberen Spindelpol gelegenen, umgeben von bläulich gefärbten, dunkleren Körnern. Oben und unten sind ihm unmittelbar je eine grössere Vakuole angelagert.

Wie soll man die Spindel in Figur 8 deuten? Sie besitzt die Länge normaler erster Richtungsspindeln, liegt zudem etwas excentrisch und besitzt nur geringe Polstrahlung — aber ein Richtungskörper ist schon gebildet. Eine Ähnlichkeit mit irgend einer zweiten Richtungsspindel besteht nicht; mit der in Fig. 9 abgebildeten Spindelfigur ist sie direkt nicht zusammenzubringen. Berücksichtigt man aber den Einfluss der Polbildung auf die Gesamtform der Spindel, so wird man sich, namentlich wegen der eigentümlichen Strukturen um die Pole, doch wohl dahin entscheiden, dass es einer von den Fällen ist, bei denen sich nach der Bildung von Richtungskörpern eine der Furchungsspindel ähnliche mitotische Figur ausbildet.

Wollte jemand anzweifeln, dass Mitosen wie die in den Figuren 8 und 9 abgebildeten eine regelrechte Zellteilung herbeiführen könnten, so dürfte schwer etwas gegen solchen Zweifel einzuwenden sein, wenn eben das Vorkommen zweigeteilter Eizellen, mit oder ohne Richtungskörperchen, unbekannt wäre.

Nun betrachte man aber die Figur 12 mit ihrer ausgesprochen schönen Polstrahlung, der schön ausgebildeten Spindel und vergleiche damit Sobottas Abbildungen, die einen „schlagenden" Beweis gegen meine Deutung bilden sollen, von denen ich die Eizelle der Fig. 2a in Abbildung 12a etwas verkleinert wieder-

gebe — und wer könnte auch nur auf die Vermutung kommen, dass man beide Bilder verwechseln könnte!

Das Präparat, welches der Fig. 12 zu Grunde liegt, entstammt einem 9 Tage graviden Tiere. Es liegt mit erhaltener Zona in einem grösseren Follikel, von dessen Granulosa nur isolierte, chromatolytische Zellen und Zelldetritus erhalten sind. Die Theka ist ausser in der Nachbarschaft des Eies gewuchert. In dem abgebildeten Schnitte liegt nicht die ganze Spindel, ein kleinerer Teil findet sich noch im folgenden. Die aus zweigespaltenen, körnigen Schleifen gebildeten Chromosomen sind in breitem Ring angeordnet. An der oberen Spindelhälfte sieht man ein nach oben und nach innen (gegen die Spindelachse) dislociertes Schleifchen mit der zugehörigen, gewunden verlaufenden, achromatischen Faser. Auch sonst liegen die chromatischen Elemente nicht streng in einer Ebene. An beiden Spindelpolen finden sich dunklere Körner, am unteren eine leidlich scharf abgegrenzte, blasige, homogenere Zone, am oberen eine Bildung, die einem Centralkorn mit einer Art Sphäre recht ähnlich sieht. Die Strahlung in dem Protoplasma ist ausserordentlich deutlich, zieht bis dicht an die Zelloberfläche und überkreuzt sich in der Äquatorialzone. Das Protoplasma erscheint von zu Fäden aneinandergereihten, feinen, dunkelgefärbten Körnern erfüllt. Ein eigentümliches Gebilde liegt rechts oben, in dem abgebildeten Schnitte ein zweites ähnliches, jedoch nicht so ausgesprochen aus konzentrischen Zonen bestehendes links in der Äquatorialebene; grösser erscheint dieses in dem folgenden Schnitte. Die sämtlichen Schnitte dieses Eies sind vorhanden — von einem Richtungskörper ist nichts zu finden — wie wir glauben, diese Mitose deuten zu sollen, davon soll später die Rede sein; hier schon wollen wir darauf hinweisen, wie sehr die Polstrahlung und die Gestaltung der Pole von dem normalen Bilde erster Richtungsspindeln differiert.

Ähnliches zeigt Fig. 10 [1]) von einem Tier in Mitte der Schwangerschaft. Von dem Ei, das in kleinem Follikel, mit spärlichen Granulosaresten und gewucherter Theka liegt, besitze ich nur zwei Schnitte, die sich gelegentlich unter Kurspräparaten fanden. Ich kann daher keine bestimmte Auskunft darüber geben, ob ein Richtungskörper in dem Falle schon gebildet war. Die geringe Chromosomenmenge, die beim Vergleich mit den Figuren 11 und 12 leicht festzustellen ist, macht mir dies allerdings sehr wahrscheinlich. Die dunkeln Massen an den Polen liessen auch bei Anwendung von Eisenhämatoxylin keine Centralkörner bestimmt erkennen, dagegen färbten sie sich mit Rubin S intensiv. Gerade so verhalten sich an jüngeren Eiern scharf abgegrenzte Gebilde, die nicht selten ein oder zwei, eventuell mit einander verbundene, centrale Körner erkennen lassen. Diese sind wohl die Balbianischen Dotterkerne und entsprechen also dem resp. den Centralkörnern plus Sphären. Meine diesbezüglichen Befunde decken sich nicht ganz mit denen O. van der Strichts [2]) bei Kindern und Erwachsenen, zum Teil dürfte dies am Objekt, zum Teil aber auch daran liegen, dass ich osmiertes Material darauf hin nicht untersucht habe. Jedenfalls aber kann ich im Allgemeinen der Deutung van der Strichts nur beipflichten, soweit es sich nicht um die Dotterbildung handelt. Auf diese Frage möchte ich indes aus verschiedenen Gründen in dieser Arbeit nicht eingehen.

Kehren wir zur Figur 10 zurück, so möchte ich noch einmal auf die der bei Fig. 9 beschriebenen ähnliche, hier aber prononciertere und mehr netzartige Protoplasmastruktur hinweisen und ferner darauf, dass die Zelle mir in die Metakinese eingetreten zu sein scheint unter Streckung der Spindelfigur und beginnen-

---

1) Das zugehörige Präparat habe ich voriges Jahr in Tübingen demonstriert.

2) O van der Stricht, Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme, avec 12 fig. in: Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1898. S. 128—139.

der Einschnürung des Zellenleibes. Mag man diese Auffassung über das Stadium dieser Mitose teilen oder nicht — als Richtungsspindel wird man sie jedenfalls nicht deuten dürfen.

Ein eigentümliches Bild zeigt Fig. 11, ein Bild, das ich in so günstiger Schnittrichtung und so typischer Ausbildung nur dies eine Mal getroffen habe, das aber einen Prozess darstellt, den man gar nicht selten in ähnlichen Stadien beobachtet, wie ich von vornherein hervorheben möchte.

Der abgebildete Schnitt entstammt einem 9 Tage graviden Meerschweinchen; das Ei liegt im kleinen Follikel mit spärlichen Granulosaresten. Die Theka ist eingewuchert, durch einen Strang den Follikel abklammernd. Die Zona ist erhalten, etwas grob gefaltet.

Die Körnung des Protoplasmas ist ausserordentlich scharf, die einzelnen Körner zumeist ziemlich gross. Die Polstrahlungen ungemein deutlich, ihre äquatoriale Überkreuzung sehr ausgebildet. Am oberen Pole liegen, fast senkrecht zur Bildebene, daher in der Abbildung nicht isoliert wiederzugeben, zwei unregelmässige dunkle Körner, von heller und weiterhin von etwas dunklerer, feinst granulierter Zone umgeben. Am unteren, helleren Pol findet sich im vorhergehenden Schnitt ein ganz kleines dunkles Korn. Die Spindelfigur, die wenig schräg zur Schnittrichtung orientiert ist, erscheint kugelig aufgequollen. Im Centrum liegt eine helle, körnige Masse, deren Körner teilweise noch zu etwas gekrümmten in der Richtung von Pol zu Pol ziehenden kürzeren Zügen angeordnet sind. Vereinzelt finden sich darin erheblich dunklere Körner. Um diese centrale Kugel bilden die in Gruppen angeordneten Chromosomen einen Ring. Deutlich ist die aus verhältnismässig groben Fasern bestehende Mantelstrahlung zu den einzelnen Gruppen zu sehen, ein Verhalten das sehr für die Richtigkeit der Anschauung spricht, dass den einzelnen Chromosomen bei diesen Spindeln bestimmte Fasern

entsprechen. Es ist noch auf das eigentümliche Gebilde links von der Spindel in der Äquatorialebene hinzuweisen.

Ein Richtungskörper ist in diesem Falle nicht gebildet, wohl aber habe ich entsprechende Erscheinungen auch an Eiern beobachtet, bei denen dies der Fall war.

In anderen Fällen finde ich, dass die Chromosomen nicht wie in der abgebildeten Zelle einen regelmässigen äquatorialen Ring bilden, sondern dass diese Anordnung mehr weniger gestört ist, indem einzelne oder auch zahlreiche chromatische Elemente in das Protoplasma verschieden weit dislociert erscheinen. Je stärker dieser Prozess, desto undeutlicher erscheint die Mantelstrahlung, desto kleiner die centrale Kugel. Es ist wohl gerechtfertigt diese Bilder so in eine Reihe anzuordnen, dass das abgebildete als Ausgangspunkt genommen wird. Die zu Grunde liegende Auffassung ist dann die, dass es sich bei dem Prozesse um eine Degeneration der Centralspindel, im Anschluss daran ferner ein Ausbleiben der Metakinese, eine Auflösung der Mantelfaserspindel und durch isolierte Bewegungen der einzelnen Fasern, resp. einzelner Protoplasmabezirke um eine Verteilung der chromatischen Elemente über den Zellenleib handelt.

Es zeigen diese Bilder sehr deutlich die grosse Bedeutung der Centralspindel für das Zustandekommen der Teilungserscheinungen im engeren Sinne. Ausserdem ist die hier vorliegende Ausbildung einer Centralspindel von besonderem Interesse, wenn man das gewöhnliche Richtungsspindelbild vergleicht. Wie einem Schnitte mehr weniger parallel der Äquatorialebene normaler Richtungsspindeln lehren, sind bei diesen zumeist die Chromosomen über die Äquatorscheibe gleichmässig verteilt, diese Spindeln also nach der Mevesschen[1]) Einteilung als gemischtfaserige zu betrachten, denn an dem Vorhandensein zweipoliger Fasern ist nach den Metakinesebildern nicht zu zweifeln.

---

1) Meves, Fr., Referat über Zellteilung in Merkel-Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwgesch. Bd. 6, S. 320. 1897.

Daran schliessen sich Fälle (ähnlich bei Fig. 12), bei denen die Chromosomen in einer breiteren Ringzone gelagert sind; endlich haben wir als Extrem-Fülle wie den in Fig. 11 abgebildeten, in dem von den Chromosomen eine einzige Ringlage gebildet wird. Es findet sich hier also bei den Ovarialeiern sowohl ausgesprochen gemischt —, wie ausgesprochen getrenntfaserige Spindeln, beide Formen durch Übergänge verbunden.

Wie haben wir nun diese eigentümlichen oben geschilderten Kern- resp. Zellteilungsprozesse aufzufassen? Sehen wir zunächst uns nach den Ansichten anderer Forscher um. G. Bellonci[1]) meint auf Seite 286 seiner kurzen Mitteilung, ohne sich in eine nähere Beschreibung seiner Befunde oder Erörterung des Problems einzulassen: „Nel topo e nella cavia si ritrovano, entro follicoli degeneranti, ovuli maturi, che presentano un principio di vera segmentazione. Questa sembra precedere la completa degenerazione dell ovulo.“

L.—F. Henneguy[2]) sagt zwar (S. 28): „La fragmentation des ovules des Mammifères en voie de régression ne peut être assimilée à la segmentation véritable qui s'observe après la fécondation“, giebt aber dann eine mitotische Zellteilung der Eizelle zu, aber „aux stades ultérieures le phénomène cesse d'être comparable à celui de la segmentation normale,“ und resumiert trotz des erst citierten Satzes dahin (S. 29): „On peut considérer la fragmentation de l'ovule en voie de régression chromatolysique comme un commencement de développement parthénogénésique.“

J. Janošik[3]) hält (S. 180) es „theoretisch für nicht undenkbar“, dass Anfänge einer Furchung vorkämen.

Endlich meint H. Rabl[4]) (S. 104), indem er auf seine Fig. 7 mit einer Spindel neben zwei Richtungskörpern hinweist, „die

[1]) l. c., 1885.
[2]) l. c, 1894.
[3]) l. c., 1897.
[4]) l. c., 1897.

abgebildete Mitose ist somit nicht eine Richtungsspindel, sondern die erste Furchungsspindel eines parthenogenetisch sich teilenden Eies. Da trotz der Arbeiten von Henneguy und Janošik an dem Vorkommen einer, wenn auch nur höchst unvollkommenen Parthenogenese bei Säugetieren gezweifelt wird, so teile ich ausser dieser noch zwei weitere Furchungsstadien mit."

Ganz anders lautet J. Sobottas Ansicht. Früher schon[1]) hat er geurteilt: „Ganz irrig ist die Auffassung einer parthenogenetischen Segmentation der degenerierenden Ovarialeier." . . . „Das Ei der Maus furcht sich nie, wenn es nicht befruchtet wird, auch nicht einmal in der Tube, an dem normalen Ort seiner Entwickelung, geschweige denn im Ovarium. Das gleiche ist sicherlich auch bei der Ratte der Fall." Von einschlägiger Nachuntersuchung der Henneguyschen Befunde an der Ratte berichtet er allerdings nicht, — sodass er füglich nur auf einen Analogieschluss nach seinen eigenen negativen Befunden an der Maus angewiesen ist. Dass diesen die oben S. 98 mitgeteilten positiven Beobachtungen über geteilte Ovarialeier der Maus gegenüberstehen, daran sei hier kurz erinnert.

Auch später hat Sobotta trotz der Mitteilungen von J. Janošik und H. Rabl seine Ansicht nicht geändert, denn in seinem Referate über die Furchung des Wirbeltiereies[2]) glaubt er nicht, dass man „vernünftigerweise" an das Vorkommen parthenogenetischer Prozesse beim Säugetierei „glauben" könne. Gebilde, die aus mehreren Stücken innerhalb der Zone bestehen, hält er „für Fragmentierungen der Eizelle und deren eventuelle Kerne nicht für Abkömmlinge des Kernes der Eizelle." Was ich früher über meine Befunde angeführt habe, enthebt mich der Mühe, die Unrichtigkeit des zweiten Satzes nachzuweisen.

---

1) Arch. f. mikr. Arch. Bd. 45, S. 59.

2) Merkel-Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Wiesbaden 1897. S. 592/593.

Warum unsere sonstigen Kenntnisse von dem Befruchtungsvorgang beim tierischen Ei die Annahme einer Parthenogenese beim Säuger gerade unvernünftig erscheinen lassen sollen, ist mir nicht klar; die eigentümlichen Schwankungen im Vorkommen von einem oder zwei Richtungskörpern scheinen mir im Gegenteile dem mit den Reifeerscheinungen bei parthenogenetischen Eiern Vertrauten, ähnliches beim Säuger plausibel zu machen. Auch in seiner neuesten Arbeit bleibt er ohne H. Rabls so wichtige Figur 7 und dieses Autors Deutung derselben nur zu erwähnen auf seiner alten Meinung, immer sich nur auf seine trotz der Grösse des geschnittenen Materials negativen Befunde bei der Maus stützend.

Wie stellen sich nun unsere Befunde zu der Streitfrage?

Die Verhältnisse liegen bei den degenerierenden Caviaeiern so, dass die Bilder der Richtungsspindeln sehr variable sind. Ich darf wohl an die parallelen Erfahrungen der im Würzburger zoologischen Institut entstandenen Arbeit E. Fürsts erinnern[1]), dem vor allem „die grosse Variabilität in der Beschaffenheit der Richtungsspindeln, auch bei ganz identischer Konservierung und Färbung" auffiel.

Die wichtigste Beobachtung indes, die E. Fürst nicht nur für sein Thema, sondern auch für uns gemacht hat und die zu erwähnen wir früher schon Veranlassung hatten, „ist die, dass bei Ascaris megalocephala Richtungsspindeln ganz vom Habitus der Furchungsspindeln mit zwei mächtigen Astrosphären vorkommen können". Allerdings hat er davon nur zwei Fälle beobachtet.

Wie sind nun danach die Befunde von Säugetieren zu deuten? Zunächst wird man wohl nach dem vorliegenden Material nicht mehr bestreiten können, dass Mitosen nach dem Typus von Furchungsmitosen sich in Ovarialeiern von Säuge-

[1]) l. c., S. 121.

tieren finden. Sind das nun Furchungsteilungen oder sind das atypische Richtungsfiguren, das ist die Alternative, die wir zu diskutieren haben.

In den Fällen, in welchen zwei Richtungskörper schon gebildet sind und sich grosse, mehr weniger central eingestellte Spindelfiguren finden, kann man wohl nicht bestreiten, dass es sich hierbei nicht um Bildung eines dritten Richtungskörpers handeln kann. Auch für den Fall, dass nach Bildung zweier Richtungskörper das Ei sich in zwei annähernd gleich grosse Zellen geteilt hat, wird man ohne weiteres zugeben müssen, dass es sich um weitergehende Entwickelungsprozesse der unbefruchteten Eizelle handelt, wenngleich der weitere Zerfall eines Eies in viele Stücke nach meinen Erfahrungen als degenerativer Prozess schlechthin aufzufassen ist.

Berücksichtigen wir ferner, dass bei Säugetieren nach den Befunden verschiedener Autoren, wenn auch nicht in der Mehrzahl der Fälle (— auch bei der Maus scheint uns das, trotz Sobottas Ausführungen; nicht der Fall zu sein) sich sicher normale Eier finden, welche nur einen Richtungskörper bilden, dann befruchtet werden und sich entwickeln, so kann man nicht gut daran zweifeln, dass es sich in Fällen, wie wir sie durch die Abbildungen 8 und 9 illustriert haben, bei denen neben einem Richtungskörper sich auffallend grosse, mehr weniger centrale Spindeln finden, nicht um die Bildung eines zweiten Richtungskörpers handeln kann. Die zweiten, resp. einzigen Richtungsspindeln sind an Form zwar sehr variabel, an Grösse aber von den oben erwähnten Bildern erheblich verschieden und liegen stets stark excentrisch. Also auch diese Befunde scheinen mir nur so zu deuten, dass es sich um den Beginn parthenogenetischer Entwickelung handelt.

Bei der Richtungsspindelbildung von Säugetiereiern sind als normale Befunde Centralkörner an den Polen nicht nachgewiesen. Bei den Furchungszellen verdanken wir Sobotta schöne Ab-

bildungen dieser Gebilde. Stets handelt es sich um Körner, umgeben von verhältnismässig kleinem Strahlenkranz. Dunkle Körner an den Polen finden sich in den Figuren 9, 11 und 12 abgebildet — meine Befunde sind nicht zahlreich genug, ein abschliessendes Urteil zu fällen — immerhin darf ich wohl der Annahme Ausdruck verleihen, es könne sich hierbei um Centralkörner handeln.

Eine grössere sphärenartige Bildung findet sich bei Fig. 8, 10, 11 und 12. Namentlich die Bildungen bei Fig. 8 erinnern an die grossen Centrosomen von Ascaris, speziell an die Polbildungen bei Ed. Fürsts Richtungsspindeln nach dem Typus der Furchungsspindel. Da aber für die normale Entwickelung des Säugereies das Auftreten von Centrosomen im Sinne Boveris nicht nachgewiesen ist, halte ich mich nicht für berechtigt, diese Gebilde so zu bezeichnen. Dass die Polbildung bei den angezogenen Figuren mehr mit der bei Furchungsstadien als der bei Wirbeltierrichtungsspindeln übereinstimmt, glaube ich gleichwohl aussprechen zu dürfen. In diesen Eiern finden sich die eigentümlichen, verschieden stark gekörnten Bildungen, welche ich wiederholt früher erwähnt habe; wahrscheinlich ist ja, dass sie mit dem Balbianischen Dotterkerne etwas zu thun haben. Jedenfalls kann man ihr konstantes Vorkommen nur verstehen, wenn sie durch bestimmte Strukturverhältnisse des Eies bedingt sind. Ist diese Deutung richtig, so folgte aus ihr — auch von anderer Seite ist dies angenommen worden —, dass zur Polbildung nicht der gesamte Balbianische Dotterkern verbraucht wird.

Es bleiben uns die Fälle, in denen keine Richtungskörperbildung der Entwickelung der grossen, mit stärkster Polstrahlung versehenen Spindel vorausgeht.

Bekanntlich ist das zeitliche Verhältnis von Befruchtung und Richtungskörperbildung für verschiedene Tiere verschieden. Bei den Säugern geht die erste Richtungskörperbildung und grössten-

teils auch die zweite dem Eindringen des Spermatozoons voraus und findet nicht nur nach Entleerung des Graafschen Follikels, sondern auch in diesem statt. Der Reiz, welcher die kinetischen Erscheinungen auslöst, kann also nicht von dem Spermatozoon oder chemischen Stoffen des Spermas ausgehen, sondern muss durch Verhältnisse im Ei, resp. in der Umgebung des Eies bedingt sein. In Betracht käme einmal die Nährstoffmenge, welche das Ei aufgenommen, zum andern Reize, welche durch die Veränderungen in der Umgebung des Eies bei der Follikelreife veranlasst werden. Das Eiwachstum ist beträchtliche Zeit vor der Follikelreife abgeschlossen, soweit das sich nach Vergleichung der Durchmesser eruieren lässt. Dagegen finden sich degenerative Prozesse in der Granulosa mit Eintritt der Follikelreife ein. Mögen diese indirekt durch Störung der Ernährung des Eies, oder mögen bei der Degeneration entstehende Stoffe als direkte Reize auf die Eizelle wirken, jedenfalls gehen Veränderungen der Granulosa den kinetischen Erscheinungen an der Eizelle voraus, die uns zu der Annahme berechtigen, dass sie es sind, welche die Veränderungen in der Eizelle auslösen.

Sind der Follikel und die Eizelle reif, so führen die Prozesse zunächst zur Bildung von 1 resp. 2 Richtungskörpern, woran sich, wenn zur gegebenen Zeit keine Befruchtung stattfindet, der Anfang einer parthenogenetischen Entwickelung schliessen kann. Ist aber das Ei noch nicht reif — vielleicht liegt das Wesen der Reife in dem Grad seiner polaren Differenzierung —, so bewirkt der Reiz ebenfalls einen Beginn mitotischer Erscheinungen, doch verläuft die Mitose nicht nach dem Typus der Richtungskörperbildung, sondern anders, entsprechend der Natur der unreifen Eizellen, die eben noch nicht für die Richtungskörperbildung spezifisch differenziert sind. Auf Grund dieser Erwägungen glauben wir, dass es sich bei den Mitosen von Eizellen, welche noch keine Richtungskörper gebildet haben, um unreife Zellen handelt, bei denen der durch die Degeneration der Granulosa

gesetzte Reiz, Teilungsvorgänge ausgelöst hat. Man darf dann diese Fälle nicht mit denen zusammenthun, bei denen es sich um reife Ovarialeier handelt; wohl aber können sie dazu herangezogen werden zu zeigen, dass sich auch in dem unbefruchteten, schon weit in der Entwickelung seiner Eigentümlichkeiten vorgeschrittenen Säugetierei Mitosen ausbilden können, die sehr wohl nach Grösse der Spindel und Mächtigkeit des über den ganzen Zellenleib sich erstreckenden Polstrahlenapparates geeignet erscheinen, die Eizellen in annähernd gleichgrosse Tochterzellen zu zerlegen.

Auf Grund vorstehender Befunde und Erwägungen komme ich also zu dem Resultate, dass es sich bei den in atretischen Follikeln des Säugetierovariums sich findenden Prozessen um dreierlei handelt. Entweder um Mitosen höchst wahrscheinlich unreifer Eizellen, oder um der typischen Richtungskörperbildung entsprechende Vorgänge, oder schliesslich um Erscheinungen mitotischer Teilung nach abgelaufener Richtungskörperbildung, Erscheinungen, die denjenigen entsprechen, welche sonst nach erfolgter Befruchtung eintreten, also den Beginn einer parthenogenetischen Entwickelung darstellen. Nach meinen Erfahrungen und dem, was ich den Arbeiten der andern Autoren entnehmen kann, geht diese Entwickelung im günstigsten Falle nur bis zur Zweiteilung in annähernd normaler Weise. Dann folgen Prozesse, die man nur als Zerfallsformen der absterbenden Eier auffassen kann. Ganz abgesehen davon, dass diese Befunde zeigen, dass sogar nach begonnener Entwickelung niemals beim Säugetier die parthenogenetische Entwickelung eines Fötus möglich ist, sprechen sie auch entschieden dagegen, dass die Teratome des Ovariums aus solchen parthenogenetisch die Entwickelung beginnenden Eiern hergeleitet werden können.

Erlangen, April 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V/VI.

Fig. 1. Cavia, Mitte der Schwangerschaft. Zenkersche Flüssigkeit. Alauncampeche, Rubin S. Richtungsspindel mit schwacher, fontainenartiger Polstrahlung.

Fig. 2, 3, 4. Cavia, 17 Tage gravid. Pikrin-Sublimat-Essigsäure, Hämalaun in toto. Auf Fig. 2, II. Richtungsspindel (II. Rsp.), bei X vielleicht ein Rest des Balbianischen Dotterkernes. Auf Fig 3 u. 4 grössere Vakuolen im Zellenleib, eine (V) stark vorgetreten, ausserdem der 1. Richtungskörper (I. Rk.)

Fig. 5. Cavia, 17 Tage gravid. Pikrin-Sublimat-Essigsäure, Hämalaun in toto. I. Rk. Erster Richtungskörper, X gespaltene Chromosomen, K in Bläschenform übergehendes Chromosom.

Fig. 6 u. 7. Cavia, die gleiche Serie wie Fig. 5.

In Fig. 6 liegen neben zwei stäbchenförmigen zu bläschenförmigen Kernen umgebildete Chromosome.

Fig. 7 enthält keine unveränderten Chromosome mehr.

Fig. 8. Cavia. 11 Tage nach der Geburt getötet, nicht schwanger. Behandelt wie die vorhergehenden Präparate. Neben dem Ei mit Furchungsspindel der I. Richtungskörper I. Rk.

Fig. 9. Cavia. 11 Tage gravid, wie Fig. 8, behandelt. I. Richtungskörper nicht in dem abgebildeten Schnitt. Der obere Pol der Spindel liegt zum grösseren Teil nicht im Schnitt.

Fig. 10. Cavia. Aus der Mitte der Schwangerschaft. Zenkersche Flüssigkeit, Eisenalaun-Hämatoxylin, Rubin S.

Fig. 11. Cavia, 9 Tage gravid. Pikrin-Sublimat-Essigsäure, Hämalaun in toto.

Fig. 12. Cavia. Vom gleichen Ovarium wie Fig. 11, ebenso behandelt.

Fig. 12a. Auf $^3/_4$ verkleinerte Kopie einer I. Richtungsspindel der Maus nach J. Sobottas Fig. 2 in Festschr. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1899.

Fig. 13, 14, 15. Cavia, Ende der Gravidität, Zenkersche Fl. Hämalaun in toto. Drei aufeinanderfolgende Schnitte eines Ovarialeies, das sich nach der Bildung zweier Richtungskörper (Rk) geteilt hat.

Fig. 16. Cavia, Mitte der Gravidität. Zenkersche Flüssigkeit. Alauncampeche, Rubin S. Aus 6 Schnitten kombiniertes Bild.

Aus dem I. anatomischen Institute in Wien.

ÜBER DIE

ENTWICKELUNG DER NEBENNIERE DES SCHWEINES

BESONDERS DER

MARKSUBSTANZ.

VON

JOSEF WIESEL,

WIEN.

Mit 14 Figuren auf den Tafeln VII/VIII, IX/X, XI.

Wohl wenige Organe haben eine so ausgebreitete anatomische Untersuchung gefunden wie die Nebenniere und bei wenigen anderen Organen finden wir sich so widersprechende Angaben über Morphologie und Entwickelung. Eine grosse Reihe bedeutender Arbeiten sind seit der ersten Beschreibung dieser Organe durch Eustachius im Jahre 1563 erschienen und in wenigen finden wir Übereinstimmung. Es ist selbstverständlich nicht möglich, alles über dieses Organ Geschriebene anzuführen und zu citieren; ich werde mich darauf beschränken müssen, die wichtigsten, speziell auf mein Thema sich beziehenden Arbeiten zu erwähnen. Es ist leicht möglich, eine oder die andere Schrift zu übersehen; trotzdem glaube ich, alle jene Arbeiten gefunden zu haben, die auf meine Untersuchung sich beziehen.

Die Untersuchungen morphologischen und embryologischen Inhaltes wurden an allen Klassen der Wirbeltiere ausgeführt. Allerdings ist die Zahl histologischer Forschungen grösser als die der embryologischen; es wurden histologisch bei den meisten Wirbeltieren die Existenz dieser Organe nachgewiesen. Bloss bei den Cyclostomen lässt sich heute noch nicht mit Sicherheit das Vorhandensein der Nebenniere konstatieren. Die Arbeiten entwickelungsgeschichtlichen Inhaltes sind, wie schon erwähnt, weniger zahlreich; die Säugetiere finde ich in der Litteratur am wenigsten behandelt.

Im folgenden sollen die Ergebnisse morphologischer und embryologischer Untersuchungen an der Nebenniere des Schweines besprochen werden. Speziell der Entwickelung der Marksubstanz, ihrem Verhältnis zur Rinde und dem Nervensystem ist der grösste Teil meiner Arbeit gewidmet. Es wird sich zeigen, dass dieser Teil der Entwickelungsgeschichte der Nebenniere innige Beziehung zu der der Rinde aufweist, sodass auch Schlüsse für die Entwickelung dieser gezogen werden können. Ferner wird sich zeigen, dass auch hier die Gestalt, Anordnung und histologisches Verhalten der Elemente in Einklang mit entwickelungsgeschichtlichen Vorgängen zu bringen ist. Es soll nicht behauptet werden, dass die Ergebnisse für alle Säuger in allen Details dieselben sind. Doch kann bei der grossen Ähnlichkeit der Organe bei allen Klassen der Säuger wohl angenommen werden, dass die Entwickelungsvorgänge ebenfalls in Analogie zu bringen sind.

Dass die Nebenniere mit dem Nervensystem zusammenhänge, ja vielleicht sogar ein Teil derselben sei, finden wir zum erstenmale bei Bergmann erwähnt. Er vergleicht die beiden Substanzen, aus denen die Nebenniere besteht, mit: „ampullis electricis, electrophoris, vel columnis galvanicis, vel isolatoribus, qui rupta vel minuta vi plexuum eos novo rigore impleant, eorum fortitudinem restaurent, ad agendum excitent. Koelliker rechnet die Rinde zu den Drüsen, das Mark zum Nervensystem. Moers schliesst sich der Ansicht Koellikers an, dass man in der Nebenniere einen Plexus ohne Ende vor sich habe.

Über die Entwickelung der Rinde finden wir folgendes: Braun beschrieb die Entwickelung der Nebenniere bei Reptilien. Er sagt, die Anlage der Nebenniere erfolge erst nach Auftreten der Vena cava inferior. Man sieht zuerst an der Wand der Vene eine Anhäufung kleiner Kerne. Von diesen sagt Braun: „Ich bemerke ausdrücklich, dass diese Kerne der

Nebennierenanlage weder von den Segmentalkanälchen noch von den bereits angelegten Teilen der Urniere abstammen, sondern als indifferente Mesodermzellen, die ursprünglich die Gefässwand der Vene bilden helfen, aufgefasst werden müssen". Über das Zusammentreten des Markes und der Rinde finde ich keine genaueren Angaben; bloss dass das Mark mit dem Grenzstrang des Sympathicus in Zusammenhang zu bringen sei, ist ausgesprochen. Derselben Ansicht, dass die Rinde von Bindegewebszellen stamme, ist A. v. Brunn. Beim Hunde beschreibt Brunn strangförmige Konglomerate der Markzellen, die von der Kapsel bis zur Rinde ziehen. Gleichzeitig fehlt die Zona glomerulosa. Weldon lässt die Nebenniere aus dem vorderen Abschnitte der Urniere entstehen. Janošik und Mihalkovicz aus dem Peritonaealepithel im vordersten Abschnitte der Geschlechtsleiste. Janošik untersuchte Schweineembryonen und fand die erste Anlage der Nebenniere bei einem 2,5 cm langen Embryo als leichte Hervorragung an der medialen Seite des Wolffschen Körpers. Vom Sympathicus konnte Janošik in diesem Stadium noch nichts nachweisen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt Valentini. Nach ihm erscheint beim Hühnchen der 97. Brütstunde die Nebenniere als Vorbuchtung des Peritonaealepithels in der Höhe der Grenze zwischen oberem und unterem Drittel des Wolffschen Ganges. Dieselben Vorgänge beschreibt Masamaro Inaba bei der Maus.

Rabls Befunde über die Entwickelung der Nebennierenrinde bei Vögeln stehen im Einklange mit den Semonschen Befunden bei Ichthyophis glutinosus. Es ist der distale Teil der Vorniere, welcher sich bei Amphibien und Vögeln zur Nebenniere umbildet.

Was die Entwickelung der Marksubstanz anbetrifft, so gehen die Meinungen ebenfalls weit auseinander.

Vom Sympathicus leiten die Marksubstanz Balfour, von Wighe für die Selachier, Braun, Weldon, Hoffmann für

die Reptilien, Rabl für die Vögel, Mitsukuri und Masamaro Inaba für die Säuger ab.

H. v. Brunn lässt die Marksubstanz aus dem Bindegewebe, Semper aus dem Mesoderm entstehen; Janošik und Valentini endlich stehen auf dem Standpunkte, dass Mark und Rinde dasselbe Blastem für ihre Entwickelung besitzen.

Remak lässt die Nebenniere aus dem Kopfteil des von ihm näher beschriebenen „Geschlechtsnerven" entstehen. Die Zellen sind nach Remak ursprünglich einheitlichen Charakters (ganglienzellenartig) und erst später differenzieren sie sich in Mark und Rinde.

Gottschau behauptet, dass Rinde sich während des ganzen Lebens in Mark verwandle und letzteres fortwährend zerfalle. Dem widerspricht die Angabe Canalis, die Rabl bestätigt, nämlich Kernteilungsfiguren im Marke gesehen zu haben.

Aus der grossen Zahl von Arbeiten, die die Marksubstanz vom Sympathicus ableiten, sei der Wichtigkeit wegen die Zusammenfassung Rabls citiert: „. . . Es bleibt also nichts übrig als die Marksubstanz für abgetrennte Ganglienzellen zu nehmen, welche insbesondere einen, dem embryonalen nahe stehenden Zustand zeigen, als ihr Kern nicht den Charakter des Zellkernes einer ausgebildeten Ganglienzelle besitzt und das Protoplasma keine Nervenfortsätze entwickelt hat."

Von den Beweisen, die Rabl für seine Ansicht ausspricht, sei der Punkt 3 noch wörtlich citiert: „. . . Es weist auch das Lageverhältnis von Rinde und Marksubstanz bei den drei Klassen der Amnioten auf ein successives Einwuchern von Zellen von der Peripherie in das Innere des Organes hin, indem die Marksubstanz bei den Reptilien zum grössten Teil dorsal an der Peripherie, bei den Vögeln durch das ganze Organ verteilt, bei den Säugern endlich im Inneren desselben gelegen ist."

Schliesslich sei noch die auf das Eindringen der Marksubstanz bezügliche Stelle Mitsukuris wiedergegeben, die ebenfalls von Rabl citiert wird: .. „The method of entrance of the medullary substance into the suprarenal bodies may be stated briefly as fellows: the peripheral sympathetic plexus, which is formed ventrally to the aorta in the abdominal region, sends in processes into the body of suprarenals at various points — the one at the posterior end of the organ being by for the largest — and the cells thus carried in become gradually transformed into the cells of the medullary substance."

Was den feineren Bau der Marksubstanz anbelangt, so gehen auch hier die Meinungen der Autoren auseinander. Ecker, Frey, Hassal, Gerlach, Koelliker, Leydig halten die Marksubstanz für ein Organ rein nervöser Natur. Moers hält jene Zellen, die Koelliker für Ganglienzellen ansieht, für eigentliche Nebennierenzellen. Arnold ist ein Gegner der Auffassung der nervösen Natur der Marksubstanz. Er hält die Unterschiede zwischen Mark und Rinde nur durch die Verteilung der Gefässe und des interstitiellen Bindegewebes bedingt.

Dogiel ist der Ansicht, dass im Marke sowohl Drüsenzellen vorkommen, als auch Nervenzellen: . . . . „Man muss in der Marksubstanz der Säuger unzweifelhaft die Existenz zweierlei Arten von Zellen unterscheiden; die einen, welche die Hauptmasse des Markes bilden, gehören zu den Drüsenzellen, die anderen zu den sympathischen Nervenzellen, wobei die letzteren in gar keiner Beziehung zu den ersteren stehen und sich ihrem Bau nach durchaus nicht von ähnlichen Zellen unterscheiden, welche das Ganglion solare und andere sympathische Ganglien bilden."

Moers behauptet, Mark und Rinde werden aus gleichen Elementen zusammengesetzt.

Dostoiewsky beschreibt Stellen in der Marksubstanz, wo beim Rinde spezifische Markzellen, die Chromreaktion geben,

von kubischen Zellen umgeben sind, die keine solche Reaktion haben. Gruppen von Zellen der Rinde im Mark sah Dostoiewsky beim Rinde, Schwein und Schafe.

In der Rindensubstanz kommen nach Destoilwsky Nervenelemente vor. Bei kleineren Tieren erstreckt sich die Marksubstanz nach Dostoiewsky in Form eines Stranges durch die ganze Rinde bis in ein in der Nähe liegendes Ganglion, mit dem sie in Verbindung zu treten scheint.

Fusari sah Nervenfasern auf der Oberfläche der Marksubstanz in ein äusserst feines Nervennetz zerfallen. Durch das Verhalten der Nerven zu den Zellen der Marksubstanz ist er der Meinung, dass man alle Zellenelemente des Markes für mit den Ganglienzellen des sympathischen Nervensystemes identische Gebilde zu halten habe. —

Eigene Untersuchungen.

Präpariert man beim voll ausgetragenen oder neugeborenen Schwein den Retroperitonaealraum, so findet man an der medialen Seite der Nieren, mit ihr durch zartes Bindegewebe verbunden, die Nebennieren, die eine weisse, manchmal etwas gelbliche Farbe haben. Sie stellen beim Neugeborenen strangförmige Gebilde von 1 bis 2 cm Länge und 3 mm Breite dar, bei einer Nierenlänge von 2,6—3 cm.

Ihr proximales Ende liegt nicht in gleicher Höhe mit dem oberen Nierenpol, sondern ungefähr 3—5 mm unterhalb desselben. Links scheint sie immer etwas tiefer zu liegen, während ich sie rechts auch den oberen Nierenpol überragen sah.

Der untere Rand der Nebenniere liegt meistens auf der Vena renalis, in die auch die abführenden Gefässe der Nebenniere münden. Die Arteria suprarenalis nimmt ihren Ursprung aus der Arteria renalis oder direkt aus der Aorta. Die rechte Nebenniere hat niemals die nahe Beziehung zur Wand der Cava

inferior, wie es z. B. bei Kaninchen oder Ratten der Fall ist. — Bei frischem, noch ungehärtetem Materiale konnte ich feine Nervenfäden beobachten, die in die Nebenniere eintraten und ihren Ursprung bis gegen den Sympathicus verfolgen liessen. Fasern vom Vagus oder Phrenicus, die in die Nebenniere eintreten sollen, wie es Holm beschreibt, konnte ich nicht auffinden.

Was den feineren Bau der Nebenniere des Schweines anlangt, so fand ich in der Litteratur einige Angaben, die ich grösstenteils bestätigen konnte.

Die Nebenniere zerfällt, wie bei allen Tieren der Säuger in Rinde und Mark. An in Chromsalzen gehärteten Objekten zeigt sich schon makroskopisch die gelbbraun gefärbte Marksubstanz als ungefähr 0,5—1 mm breiter Ring im Innern des Organes; an frischen Objekte zeigt die Marksubstanz eine rötliche Farbe.

Der feinere Bau der Nebenniere des Schweines zeigt im grossen und ganzen denselben Charakter wie die Nebenniere anderer Säuger.

Bau der Rinde. Wir finden beim Schweine die drei Schichten der Rinde, — Zona glomerulosa, fasciculata und reticularis in variierender Ausbildung. Am schmalsten und häufig unvollständig oder ganz fehlend fand ich die Zona glomerulosa. Am deutlichsten, immer ausgebildet die Zona fasciculata, während die retikuläre Rindenschichte ebenfalls sehr häufig rudimentär oder fehlend ist und sich das Mark direkt an die Zona fasciculata anschliesst. In Abbildung 1 reproduziere ich die Nebenniere eines neugeborenen Schweines mit schwacher Zona glomerulosa und vollständig fehlender Reticularis.

Die Zona glomerulosa enthält Zellen, die von rundlicher Gestalt sind, wenig Protoplasma und einen grossen punktförmigen Kern besitzen. Ihre Anordnung ist manchmal so, dass sie einen

wirklichen Glomus bilden, während sie auch häufig einen mehr linearen Saum darstellen.

Die Zellen liegen sehr nahe neben einander, doch kann man hier und da bindegewebige Septa zwischen einzelnen Knäueln unterscheiden, durch die auch Gefässe treten, die bei Injektionspräparaten an dieser Schichte als Bogen zwischen den Zellen oder den Knäueln verlaufen. Die Grösse dieser Zellen variiert von 3—5 μ, von denen 2—3½ μ auf den Kern kommen. Das Plasma ist blass und feingekörnt. Die Mächtigkeit der ganzen Schichte beträgt im Mittel 40—60 μ.

Die zweite Zone, die Fasciculata, besteht aus Zellsäulen, welche radiär gegen das Centrum verlaufen. Die Zellen sind rundlich oder polygonal, haben ein blasses Protoplasma, das feingekörnt ist, — wie schon Henle hervorhebt — und einen bläschenförmigen Kern mit deutlichem Chromatin. Die Grösse der Zelle variiert von 10—12 μ, der Kern hat 4—5 μ im Durchmesser. Eine einzelne Säule besteht aus 12—20 Zellen, die Mächtigkeit der ganzen Schichte demnach 120—200 μ.

Die Zellen der innersten Rindenschichte, der Zona reticularis, gleichen denen der Fasciculata an Bau und Grösse.

Der Bau der Marksubstanz. Die Bemerkung Koelliker-Ebners: „dass der peripherische Teil der Marksubstanz durch zahlreiche grössere Venen einen mehr kavernösen Bau hat," kann ich bestätigen. Im Centrum stehen die Markzellen dicht und in radiärer Anordnung um die Vena centralis. Die Mächtigkeit der ganzen Schicht beträgt im Mittel 250 μ. Die Hauptmasse der Marksubstanz besteht aus den Markzellen. Dieselben liegen in Form von netzförmig verbundenen Zellsträngen und Nestern von Zellen im Inneren des Organes. Die einzelne Zelle ist rundlich, höchstens 5 μ im Durchmesser habend, wovon der Kern reichlich 3 μ misst. Das Protoplasma ist feingekörnt. Da die Markzellen leicht in den Härtungsflüssigkeiten schrumpfen, bemerkt man, dass sie in Maschen eines aus feinsten Fasern be-

stehenden Netzwerks liegen; die Fasern selbst erscheinen mit feinen Körnern versehen.

Das Bindegewebe der Rinde ist sehr zart und nicht in der ganzen Ausdehnung der Rinde vorhanden. Es liegt zwischen den Zellen und führt die Blutgefässe. Das Stroma des Markes wurde schon erwähnt.

Die Blutgefässe sind äusserst zahlreich. Nach Durchbrechung der Kapsel verlaufen die Arterien eine kurze Strecke in der äussersten Zone, wo sie und auch Venen die bereits beschriebenen Bogen um die einzelnen Glomera bilden. Die Kapillaren sind äusserst zahlreich. Zwischen die Rindenzellen sieht man ein feines Gefässendothel. Die Marksubstanz ist äusserst blutreich; sie hat zahlreiche Arterien und Venen, welch letztere sich in die Vena centralis ergiessen. Ausserdem findet man zahlreiche Nervenstämmchen durch die ganze Dicke der Nebenniere gegen das Mark ziehen. Auch echte Ganglienzellen kommen vor, wie Eberth beschreibt.

Das ganze Organ ist in eine Kapsel von variabler Dicke gehüllt. Sie besteht aus Bindegewebe, in dem sich auch elastische Fasern finden. Die Kapsel enthält zahlreiche Lücken zum Durchtritt der Gefässe und Nerven.

In nächster Nähe der Nebenniere, oft hart an die Kapsel sich anlagernd, liegt ein grosses, oder mehrere kleinere Ganglien des Sympathicus, wohl Teile der Plexus renalis, suprarenalis und solaris.

Entwickelungsgeschichtlicher Teil.

Die Schweine-Embryonen, die zur Untersuchung kamen, hatten folgende Steiss-Nackenlänge:

1. Embryo von 7 mm,
2. „ „ 1 cm,
3. „ „ 2 cm,

4. Embryo von 2,5 cm,
5. „ „ 2,8 cm,
6. „ „ 3 cm,
7. „ „ 4 cm,
8. „ „ 5,1 cm,
9. „ „ 6,3 cm,
10. „ „ 7 cm,
11. „ „ 8,6 cm,
12. „ „ 9,4 cm,
13. „ „ 9,7 cm,
14. „ „ 10 cm,
15. „ „ 10,3 cm,
16. „ „ 11,9 cm,
17. „ „ 13 cm,
18. „ „ 15 cm,
19. „ „ 18 cm,
20. „ „ Neugeborenes Tier.

Von den einzelnen Stadien kamen grösstenteils mehrere Exemplare zur Untersuchung.

1. Embryo von 7 mm.

Die Urniere ist vollständig ausgebildet; die Nebenniere dagegen ist noch nicht angelegt.

2. Embryo von 1 cm.

Die Nebenniere ist noch nicht angelegt. Dagegen zieht, ausgehend vom Rückenmark ein starkes Nervenbündel lateral, das sich, am oberen Urnierenpol angelangt, in zwei Äste spaltet; der eine, lateral verlaufend, zieht gegen die seitliche Rumpfwand, der medial verlaufende zieht neben der Urniere medial und abwärts. Er endet in einem Haufen von Zellen, die sich distinkt von

dem umliegenden Mesoderm abheben und sich durch ungefähr 25 Schnitte von 10 μ Dicke per Schnitt verfolgen lassen. Der Bau dieser Zellen, in denen der beschriebene Nerv verlauft und endigt, zeigen folgenden Bau: Sie sind grösser als die umliegenden Mesodermzellen; während diese 5--7 μ messen mit einem ungefähr 3—4 μ grossen Kern sind diese Zellen fast doppelt so gross, haben nur wenig Protoplasma, aber einen grossen, stärker als der der übrigen Zellen tingierbaren Kern. Ich halte den Nerv für den Ramus anastomaticus des Sympathicus, die beschriebenen Zellen für die erste Anlage eines sympathischen Ganglions, eine Angabe, die im Einklang mit den Untersuchungen von His und Onodi ist. Die Dicke des Nervenbündels beträgt 25 μ. Sein Abstand von der Urniere, dort, wo er in den beschriebenen Zellen endet, 100 μ.

Nach Janošik, der die Sympathicusanlage bei einem 27 cm langen Schweinsembryo beschrieb, ist die erste Anlage des Sympathicus erst zu einer Zeit zu finden, wann die Rinde bereits angelegt ist. An meinen Serien konnte ich regelmässig den Sympathicus früher nachweisen, als die eigentliche Nebennierenanlage.

3. Embryo von 2 cm.

Der Müllersche Gang ist noch nicht angedeutet. In diesem Stadium finde ich die erste Spur der Nebennierenanlage. Ich kann in Bezug darauf die Angaben Janošiks vollinhaltlich bestätigen, die sich auf einen 2,5 cm langen Embryo beziehen. Die erste Anlage der Nebenniere finde ich als einen leichten Vorsprung an der medialen Seite des Wolffschen Körpers. Das Peritonaealepithel ist an dieser Stelle mächtiger entwickelt, zeigt jedoch noch keine Differenzierung, sondern unterscheidet sich in nichts von dem übrigen Peritonealepithel. Der Sympathicus ist deutlich zu verfolgen. Er ist mehr kaudal gewachsen und lässt sich längs der ganzen Urnierenanlage nach abwärts verfolgen. Die

Ganglienanlagen sind grösser geworden, man sieht schon hier und da wirkliche Knötchen, wenn auch von geringer Ausdehnung. Mit der Nebennierenanlage tritt keine Verbindung ein. Hart an derselben zieht der Strang nach abwärts, ohne Zweigchen in dieselbe zu senden. Die einzelnen Zellen der Sympathicusanlage sind grösser geworden.

4. Embryo von 2,5 cm (Abb. II).

Die Nebenniere hat eine Ausdehnung von 100 μ grösstem Durchmesser erreicht. Sie liegt hart an der Urniere und zwar am obersten Teile derselben. Ihr Bau ist folgender: von den drei Schichten der Rinde ist noch keine differenziert. — Die Zellen des Organes unterscheiden sich in nichts von denen des Stadiums III. Sie sind bloss in der Anordnung von diesen verschieden. Wir finden namentlich, dass sie sich stellenweise zu Säulen ordnen, in der eine Zelle hinter oder neben der anderen liegt, aber so, dass manchmal Hohlräume entstehen, die von solchen Zellsäulen überbrückt werden. Andere stehen zu grösseren oder kleineren Läppchen vereinigt. Die Säulchen bestehen höchstens aus 4—5 Zellen. Die Zelle selbst hat schwach tingierbares Protoplasma und einen grossen, bläschenförmigen Kern, der manchmal karyokinetische Figuren zeigt. Die Grösse einer Zelle beträgt im Mittel 5—7 μ, wovon 3 μ auf den Kern kommen.

Der Bau der Ganglienanlagen ist folgender in diesem Stadium:

Die schon oben beschriebenen Zellen, die sich der Struktur nach genau der der embryonalen Spinalganglien anschliessen, liegen zu einzelnen Häufchen vereinigt im Verlauf des Nerven. Ein grösseres Konglomerat finde ich am oberen Nebennierenpol und ein ebensolches am unteren. Sie haben 75—100 μ im grössten Durchmesser. Längs des Verlaufes des Nerven an der Urniere zähle ich durchschnittlich 8—10 solcher embryonaler

Ganglien. Der Nerv selbst ist breiter geworden und mehr kaudal gewachsen. Eine Verbindung zwischen Nebenniere und Sympathicus ist in diesem Stadium noch nicht nachweisbar, Blutgefässe treten in das Organ ein.

Janošik beobachtete bei einem Embryo gleicher Grösse erst die erste Anlage des Sympathicus, obwohl er längs der Nebenniere Stränge herabziehen sah, die er für Bindegewebe hält. Aber nach dem Bau dieser Stränge, als auch durch ihren deutlichen Zusammenhang mit den Rumpfnerven resp. dem Rückenmark, sowie aus dem Auftreten von Ganglien kann kein kein Zweifel bestehen, dass dieser Strang Nerv ist.

5. Embryo von 2,8 cm.

In diesem Stadium finde ich, ebenso wie Janošik, keinen Zusammenhang der Nebenniere mit dem Peritonaealepithel. Der Bau der Zellen ist genau so, wie im vorhergehenden Stadium. Es sind zahlreiche Gefässe in der nächsten Nähe der Nebenniere nachzuweisen. Die Anordnung nach Zonen ist noch nicht vorhanden, einzelne Lappen bestehen noch. Der Sympathicus ist breiter geworden, die Ganglien liegen dichter nebeneinander und zeigen deutliche Grössenzunahme. Auch in diesem Stadium tritt der Nerv noch in keine Beziehung mit der Nebenniere. Diese Befunde decken sich mit Janošiks Angaben.

6. Embryo von 3 cm. (Abb. 3).

Dieses Stadium unterscheidet sich von dem vorhergehenden in der auffälligen Zunahme der zum Sympathicus gehörenden Partien, während die Nebenniere selbst wenig an Grösse zugenommen hat. Die Rindensubstanz zeigt noch immer den lappigen Bau. Anschliessend an einzelne Nebennierenzellen sieht

man Gefässendothelien. Die Form der Zellen ist deutlich polyedrisch, das Protoplasma feingekörnt, der Kern deutlich bläschenförmig. Stellenweise sieht man die schon oben erwähnten Zellsäulen. Sie liegen immer mehr central; an der Peripherie liegt dicht Zelle an Zelle; nur hier und da ist die Kontinuität von durchtretenden Gefässchen unterbrochen. Die Anlage der Ganglienzellen hat sich vergrössert. Man sieht Ganglien, die bereits 80—100 μ Grössendurchmesser betragen. Sie zeigen den charakteristischen Bau, wenig Protoplasma und grossen, runden, mit Hämatoxylin stark tingiertem Kern.

Anliegend an die Ganglien, sie manchmal ringförmig umschliessend, finde ich eine grosse Anzahl von Venen. Nerven sind im Querschnitt zu sehen. In die Nebenniere selbst tritt auch in diesem Stadium nichts von nervöser Substanz ein.

7. Embryo von 4 cm.

Die Nebenniere hat an Grösse ziemlich zugenommen. Eine Anordnung in die drei Schichten der Rinde ist noch nicht vorhanden. Ihre Zellen bilden noch immer die schon oben erwähnten Läppchen, aber die Umordnung in Säulen tritt schon deutlicher hervor. Die Säulen ziehen von der Peripherie gegen das centrale Gefässlumen. An einem der Objekte (s. Abb. Nr. 4) sieht man deutlich durch die Nebennierenanlage einen breiten bindegewebigen Streifen ziehen, welcher das ganze Organ in einen grösseren und einen kleineren Abschnitt teilt. In diesem Bindegewebe verläuft ein grosses Blutgefäss. Diese Teilung der Nebennierenanlage durch Bindegewebe findet sich noch an einer Reihe anderer Objekte. Die abgelösten Rindenteile vereinigen sich manchmal wieder mit dem Hauptorgan, während andere losgelöst bleiben. Die Loslösung geschieht immer zu einer Zeit, wo Marksubstanz noch nicht im Innern gelagert ist. Der Sympathicus mit seinen Ganglien hat in

diesem Stadium noch keine Beziehung zur Rinde. Er zieht nach wie vor an der medialen Seite der Nebennierenanlage hinab, ohne dass Fasern in das Innere eintreten. Die Ganglienanlagen haben an Grösse zugenommen; sie liegen jetzt dicht neben einander und beginnen mit einander zu konfluieren.

Teilweise beginnt auch schon die Umwachsung der Rindensubstanz mit Sympathicuselementen, indem nicht nur an der medialen Seite, sondern auch an der Gegend des unteren Poles nach der lateralen Seite hin sich Ganglienanlagen anschliessen.

8. Embryo von 5,1 cm.

In diesem Stadium ist die Anordnung der Zellen der Rindensubstanz in Form von Säulen in vollster Ausbildung. Die Rinde hat jetzt jenes Ansehen, welches später der Zona fasciculata entspricht. Sie entspricht auch in Form der Zellen, Grösse durchaus der Zona fasciculata, während die Zonae glomerulosa und reticularis noch nicht vorhanden sind (s. Abb. 5). Zwischen den Zellen finden sich Gefässlücken.

Der grösste Durchmesser des Organes beträgt jetzt $^1/_2$ mm. Die Zelle der Rinde haben eine Grösse von 8—10 μ erreicht, welche gleich ist der Grösse der Fasciculatazellen im bleibenden Zustande. Die Ganglienanlagen an der medialen und kaudalen Nebennierenseite sind zu einem Ganzen verschmolzen; die Umkleidung ist auch auf die laterale und kraniale Seite der Nebenniere fortgeschritten, sodass jetzt die Gesamtheit der Nebenniere von Sympathicus-Bestandteilen umhüllt erscheint. Dabei ist die Mächtigkeit dieses peripher gelegenen Ganglienringes verschieden. Am dicksten an der medialen Seite und den kaudalen Polen, am schwächsten lateral und oben.

Dieses Stadium ist das letzte, in dem Rindensubstanz von den Sympathicusbestandteilen — dem künftigen Mark der Neben-

niere — kreisförmig umschlossen wird. Von jetzt an beginnt das successive Einwachsen der Bestandteile des Sympathicus in das Innere des Organes. (Die in Chromsalzen gehärteten Organe dieses Stadiums gaben noch keine chromaffine Reaktion). Die Rindensubstanz besteht in diesem Stadium aus Zellen, die dem Bau der künftigen Zona fasciculata entsprechen. Von den Zonae glomerulosa und reticularis ist auch in diesem Stadium noch nichts nachweisbar.

9. Embryo von 6,3 cm.

Mit diesem Stadium beginnt die Einwachsung der bis nun ausserhalb der Nebenniere gelegenen Sympathicusbestandteile in das Innere des Organs. Die Einwachsung erfolgt nicht von einem bestimmten Punkte der Sympathicusanlage aus, sondern im Bereiche der ganzen Peripherie der Nebenniere, wenn auch am reichlichsten vom medialen und kaudalen Teile der Ganglienanlage; dort liegt ja auch, wie beim vorhergehenden Stadium näher beschrieben, die Hauptmasse der Ganglien. Die Einwanderung geschieht in folgender Weise:

Von der Anlage der Ganglien aus wachsen grössere und kleinere Partien, meistens rundliche Ballen, ich will sie im folgenden als Markballen bezeichnen, in die periphere Schichte der Rindenzellen hinein und zwar so, dass sie teilweise zwischen den einzelnen Säulen hindurchwachsen und selbst strangförmig werden. Andererseits bilden auch Markballen die peripherste Zone der Rinde sodass die Rindenzellen central von der peripheren Markschicht liegen. Die Markballen sind durch Zellen der Rinde von einander getrennt.

Während auch noch stellenweise an der Peripherie des Organes bloss Rindenzellen liegen, zeigen sich an anderen als peripherste Zone sowohl Mark als Rindenzellen in Strängen mit einander abwechselnd; an anderen Stellen wieder finden sich

Markballen an der peripheren Zone. An jenen Stellen, wo die Einwachsung der Sympathicusbestandteile am reichlichsten ist, hat die Rinde ein zerklüftetes Ansehen, ja einzelne Partien bleiben durch die Einwachsung des Markes vom übrigen Teil des Organes getrennt und lagern nun ausserhalb in der grossen Sympathicusganglienanlage als abgelöste Rindenpartieen.

Zugleich mit dem nervösen Bestandteil wächst auch reichlich gefässführendes Bindegewebe in das Innere. — Die Anordnung der Rindenzellen ist mit Ausnahme der peripheren Zone, dort wo nervöse Substanz einwuchert, eine säulenförmige; gegen das Centrum zu sieht man an manchen Objekten die Säulen auseinandergewichen und zwischen ihnen reichliche Blutgefässe, ganz central liegt eine Vena centralis.

Die erwähnten Markballen bestehen aus 50—70 μ im grössten Durchmesser messenden Anhäufungen von embryonalen Ganglienzellen. Die Zellen liegen nicht frei neben einander, sondern sind in ein äusserst feines Retikulum aus Bindegewebe eingebettet. In diesem Stadium beginnt die Bildung der Zona glomerulosa. Von den peripher gelegenen Markzellen wandern nämlich nicht alle centralwärts; eine Reihe derselben bleibt an der äussersten Peripherie liegen und stellt dann eine gemischte Zone dar, aus Mark und Rindenzellen bestehend. Dieser Zustand erhält sich als ein bleibender; ich finde beim ausgetragenen Tiere als Konstituens der Zona glomerulosa typische Markzellen, wenn auch in variabler Ausbildung. — Beim Schweine überwiegen die Rindenzellen in der Zona glomerulosa; ihre dunklere Färbung erhält sie durch die Markzellen, deren Kerne stärker tingierbar sind. Ihre Anordnung in Form von Glomera erklärt sich aus der kugelförmigen Anordnung der Markballen. Wir sehen an einzelnen Objekten, dass die Ausbildung dieser Zone nicht an allen Orten zugleich vor sich geht, sondern analog dem zeitlich verschiedenen Einwachsen der Marksubstanz an verschiedenen Stellen nach einander.

11. Embryo von 7 cm.

In diesem Stadium dauert die Einwanderung nervöser Substanz fort.

An der Abbildung (Fig. 10) sieht man, wie ein grösserer Anteil der Ganglienanlage eben im Durchtreten begriffen ist. Ein Teil liegt noch ausserhalb der Rindensubstanz, während der andere schon innerhalb des Organes anzutreffen ist. Wir sehen dabei die Rindenstränge bis an die peripher gelegene Marksubstanz heranreichen, ohne dass an diesen Stellen eine Zona glomerulosa gebildet wäre.

Gegen das Centrum hin sind die Rindenstränge auseinander gewichen; die Zwischenräume sind als Bluträume aufzufassen. An anderen Objekten finde ich die nervösen Bestandteile mehr in Kugelform angelagert in der Peripherie. Man sieht (Abbild. 8) die nervöse Verbindung zweier Haufen Sympathicusganglienzellen, von denen der eine intra-, der andere extrakortikal liegt; die Verbindung besteht in feinen Nerven, welche in diesen Markballen endigen, nachdem sie innerhalb derselben büschelförmig auseinander gewichen sind. Auch eine ähnliche Verbindung durch feinste Nervenbündel zweier innerhalb des Organes gelegenen Markballen lässt sich auffinden (Abb. 7 u. 9); die Nerven sind kürzer wie im Falle des extra- und intrakortikalen Liegens, während sie auch hier büschelförmig im Markballen auseinanderweichen, und als feinste Fäden daselbst enden. Der feinere Bau der Markzellen unterscheidet sich in nichts von dem des früheren Stadiums. Wir finden aber schon stellenweise, an manchen Objekten mehr, an anderen weniger, dass die Gesamtheit der nervösen Bestandteile von der Peripherie gegen das Centrum abzurücken beginnt; sie bildet an solchen Stellen nicht mehr die periphere Schicht, sondern liegt unterhalb der Zona glomerulosa; man kann an den einzelnen Objekten eines Stadiums die schwankende Ausbildung dieser Zone leicht verfolgen.

Ich habe einzelne Exemplare dieses Stadiums nach der Methode Grossers[1]) mit Eiweisstusche für mikroskopische Zwecke iniziert. .Wenn auch die Injektionen nicht durchweg tadellose Resultate lieferten, so seien doch einzelne Befunde angeführt. Hier nur soviel, dass ich zwischen den einzelnen Glomera der Zona fasciculata bogenförmige Gefässe sehen konnte, die dann zwischen den Strängen der Zona fasciculata zu gestreckten werden. In den Markballen (Abb. 6) sieht man sehr häufig ein arterielles Gefäss in der abgebildeten Art eintreten. Die Markballen liegen hier ganz an der Peripherie des Organes, aber bereits intrakapsulär. Das eingetretene Gefäss löst sich innerhalb des Markballens auf. Venen sah ich ebenfalls im Inneren der Markballen.

12. Embryo von 8,6 cm.

Dieses Stadium zeigt folgende Verhältnisse: die Marksubstanz ist durchwegs von der Peripherie gegen das Centrum gewandert; sie liegt jetzt einwärts von der bereits ausgebildeten Zona glomerulosa, ca. 150 μ vom Rande des Organes entfernt (Abb. 11). Die Form der nervösen Bestandteile ist die der Markballen; manchmal senden sie Fortsätze aus, die strangförmig zwischen den einzelnen Säulen der Zona fasciculata lagern. Im Innern der Markballen findet man ein äusserst feines, bindegewebiges Stroma in dem die Markzellen ähnlich wie Leukocyten im retikulären Bindegewebe liegen.

Die Zona reticularis ist an einzelnen Objekten gar nicht vorhanden; an anderen sieht man zwischen den centralen Fasciculata-Strängen Blutgefässe verlaufen, sodass durch das Auseinanderlagern der Zellen der Zona fasciculata und durch die Gefässe dieser Organteil ein netzförmiges Aussehen erhält.

---

[1]) Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. 17. 1900.

Es ist also die Zona reticularis nichts anderes als durch Blutgefässe getrennte Fasciculata-Säulen. Die Zellen unterscheiden sich durch nichts in diesen beiden Schichten.

13. Embryo von 9,4 cm.

Die Marksubstanz ist in diesem Stadium dem grössten Anteil nach noch weiter gegen das Centrum gerückt; die Abstände der durch Rindensubstanz von einander getrennten Markballen ist noch immer ein beträchtlicher. Die Markballen liegen zwischen den Rindenzellen, von denen sie umgriffen erscheinen. Es sieht dann aus, als würde die Marksubstanz von einer Kapsel von Rindenzellen umschlossen, sodass Bilder entstehen, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den Corpuscula renis aufweisen (Abb. 12 und 13). Man sieht bei einzelnen Objekten eine ungemein reiche Verteilung einzelner Markzellen durch die ganze Ausdehnung des Organes mit Ausnahme der centralen Partien, welche noch frei von Marksubstanz sind; an dem abgebildeten Stück kann man sehr deutlich die einzelnen, zwischen den Rindenzellen lagernden Markzellen beobachten. Auch kann man an diesem Stadium sehen, dass die Einwanderung ganglionöser Substanz keineswegs abgeschlossen ist; man sieht noch immer von den sehr mächtigen Ganglien, die ausserhalb der Nebenniere liegen, Markmassen die Kapsel durchbrechen, die rasch centralwärts wachsen. Es ist also hier die Marksubstanz in Form von Zellen, Strängen oder Ballen durch das ganze Organ mit Ausnahme der centralen Partien verteilt, sodass jetzt Mark und Rinde gemischt durcheinander lagern. An Längsschnitten kann man leicht die Mächtigkeit des extrakapsulären Markkörpers studieren; er liegt der ganzen Länge der Nebenniere, welche in diesem Stadium 2 mm grösste Länge misst, mit einer durchschnittlichen Breite von fast 1 mm an und erscheint durch reichliche Bindegewebssepta in grössere und kleinere Abteilungen zerlegt; einzelne sind durch

mächtige Nerven mit einander verbunden. Die Zona glomerulosa ist in verschiedener Mächtigkeit ausgebildet, ebenso die reticularis.

14. Embryo von 9,7 cm

verhält sich wie der vorige.

15. Embryo von 10 cm.

Die Anordnung der Marksubstanz zeigt sich ähnlich wie früher; bloss dass die in dem früheren Stadium vereinzelten Markzellen und Stränge zum grössten Teil konfluieren und Markballen bilden, die centralwärts rückend, sich einander mehr und mehr nähern, sodass bloss schmälere Rindenpartien sie von einander trennen. Immerhin bemerkt man auch hier noch vereinzelte Stränge, besonders gegen die Peripherie zu; dort finden sich auch frisch eingewanderte Markballen, die ganz peripher liegen und zur Bildung neuer Stellen der Zona glomerulosa Anlass geben. Aber im grossen und ganzen zeigt sich, dass die einzelnen Teile der Marksubstanz bereits im Innern des Organes zusammenzutreten im Begriffe sind.

Die Reticularis ist an verschiedenen Objekten verschieden gut entwickelt.

16. Embryo von 10,3 cm.

Die Marksubstanz ist noch mehr centralwärts gerückt; eine grössere Anzahl der Markballen ist zu bis100 μ im grössten Durchmesser messenden Kugeln verschmolzen, die durch Züge von Rindensubstanz getrennt erscheinen; Rinde bildet aber noch immer die centralste Partie; eine Anzahl dieser grossen Markballen setzt sich in Markstränge fort, welche bis zur Peripherie des Organes reichen, sodass an manchen Stellen die Marksubstanz fast die ganze Dicke des Organes durchsetzt. An einzelnen, mehr central gelegenen Stellen sieht man, dass die Zellen

der Marksubstanz nicht mehr so dicht beisammen liegen, wie z. B. in den Markballen. Sie liegen etwas auseinandergewichen, sodass das Reticulum deutlicher sichtbar wird. Die Zona reticularis ist verschieden stark ausgebildet.

17. Embryo von 11,9 cm.

Dieses Stadium zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie das vorhergehende.

18. Embryo von 13 cm. (Abb. 14.)

In diesem Stadium ist die Konfluenz der Markballen noch weiter fortgeschritten. Wir finden sie bereits als einheitliche Masse im Centrum angeordnet, nur durch sehr spärliche Rindenzüge ist die ehemalige Zusammensetzung aus vielen Bestandteilen noch erkennbar. Auch ist die bleibende Struktur der weiter auseinanderliegenden Markzellen fast überall durchgeführt, einzelne Stränge durchsetzen als letzter Rest der durchwandernden Sympathicusbestandteile das Innere des Organes. Ganz central liegt jetzt die Vene und um sie herum die Marksubstanz, mit Ausnahme einzelner Stellen schon ganz die Struktur der des neugeborenen Tieres zeigend. Es ist also jetzt der bleibende Zustand erreicht, da bei den Embryonen von 15—18 cm das Ganze dieselbe Struktur zeigt, wie eben beschrieben. Es sind dann teils auch die letzten Rindenbrücken zwischen den Markballen verschwunden, ebenso die Zellstränge aus Markzellen, welche zur Peripherie führen; dem Baue nach ist jener Zustand erreicht, wie ich ihn eingangs für das neugeborene Tier beschrieben habe, — die Entwickelung der Marksubstanz ist abgeschlossen. —

Zusammenfassung.

Die Rindensubstanz tritt unabhängig von der ersten Anlage des Markes zu einer Zeit auf, wo bereits der Sympathicus, resp. die Ganglien desselben in ihrer ersten Anlage angedeutet sind. Die Rinde stellt ursprünglichst eine Verdichtung des Cölomepithels dar, die zu beiden Seiten der Aorta gelegen, anfangs dem medialen Teile der Urniere eng angelagert ist, ohne dass die Beziehung eine andere als eine topische ist.

Von einem Zusammenhang der Urniere und Nebennierenrinde im Sinne einer morphologischen oder embryologischen Zusammengehörigkeit lässt sich für dieses Tier nichts nachweisen. Die zuerst indifferenten Cölomepithelzellen bilden distinkt von der Umgebung sich abhebende Haufen, deren Elemente, sich durch Mitose vermehrend, einen aus einheitlichen Zellen zusammengesetzten Körper bilden, welcher als Epithelbestandteil der Nebenniere aufgefasst werden muss und der vorläufig in keine Beziehung zum Nervensystem tritt. Nur in diesem Stadium ist es statthaft, die Nebenniere mit dem Interrenalkörper zu vergleichen, der bekanntlich bei den Selachiern die Bestandteile enthält, wie sie der Rinde zukommen, nämlich eine Anzahl von Zellsträngen, die verzweigt sind und zwischen denen dünnwandige Blutgefässe verlaufen. Kohn hat nachgewiesen, dass nur diese Körper der Nebenniere gleichzusetzen sind, während die Suprarenalkörper „Abschnitte der sympathischen Ganglien" sind und mit dem Interrenalkörper nichts zu thun haben. — Ich habe gezeigt, wie in diesen Embryonalstadien des Schweines die Anlage vom Sympathicus thatsächlich in keinerlei Beziehung zur Rindensubstanz oder besser zum Epithelbestandteil der Nebenniere tritt, sodass die Homologie mit den entsprechenden Organen der Selachier nur in diesem Stadium statthaft ist.

Die weitere Entwickelung der Rinde ist in späterer Zeit, — was die Form ihrer einzelnen Schichten betrifft, — zum Teil

davon abhängig, dass Sympathicusbestandteile einwachsen. Ursprünglich können wir nur Zellen einer Form im Organe unterscheiden; sie ordnen sich zu Säulen und Strängen, die dann jene Schichte repräsentiert, die wir nach Arnold als Zona fasciculata bezeichnen. Sie stellt die ursprünglichste, grösste und immer zur Ausbildung gelangende Rindenpartie dar, von der erst sekundär die anderen Zonen abstammen. Und zwar entsteht die periphere Rindenzone, die Zona glomerulosa erst dann, wenn Sympathicusbestandteile in das Innere des Organes einwachsen, indem an der Peripherie zwischen den ursprünglichen Rindenzellen Zellen der einwandernden Ganglienmasse liegen bleiben und so Anlass zur Bildung der neuen Zone geben. Ihre Form erhält sie dadurch, dass die Zellen zu den schon früher beschriebenen Markkugeln gruppiert sind, die auch dann, wenn sie mit Zellen der Rinde vermischt lagern, ihre charakteristische Form beibehalten. Die Zona glomerulosa ist diejenige Rindenzone, die die varianteste Ausbildung zeigt; sehr häufig fehlt sie vollständig, in anderen ist sie nur teilweise und auch in verschiedener Mächtigkeit ausgebildet. Ferner pflegt sie — wie ich gezeigt habe — bei den accessorischen Nebennieren zu fehlen; da aber diese zu einer Zeit entstehen, wo nervöse Substanz noch nicht eingewachsen ist, oder eben erst einzuwachsen beginnt, so ist es selbstverständlich, dass sie bei den accessorischen Nebennieren fehlen kann. — Wir können also die Zona glomerulosa als gemischte Schichte auffassen, da sie sowohl Nervenbestandteile als auch Epithelbestandteile umfasst.

Die Zona reticularis entsteht dadurch, dass die Blutgefässe die einzelnen Rindensäulen auseinanderdrängt und so Anlass zu den netzförmigen Bildern geben, die diese Schichte auszeichnet. Wir können sie nicht als eine einheitliche Schichte auffassen, da auch ähnliche auseinandergewichene Rindenzellen mehr peripher gelegen beobachtet werden konnten und nicht bloss central als innerste, deutlich abgegrenzte Rindenschicht.

Ähnliche Bilder sieht man auch an jenen Stellen, wo Markkugeln zwischen den Zellsträngen liegen und die vollständige Vereinigung zu einer einheitlichen Markmasse nicht durchgeführt erscheint. Auch die Zona reticularis kann fehlen oder ist variabel stark ausgebildet. — Die Zellen der Rinde sind polygonal, mit reichlichem, gekörnten Protoplasma und grossem, bläschenförmigen Kern versehen. Solange noch keine Marksubstanz vorhanden ist, ragen sie manchmal in Form von Lappen in den centralen Gefässraum hinein.

Die Marksubstanz stammt einzig und allein vom Sympathicus und dessen Ganglien. Nicht an einem Objekte konnten Zweifel bestehen, ob nicht doch Epithelialanlagen oder Bindegewebe für den Ursprung der Marksubstanz in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen seien. Ich muss daher die Behauptung aufstellen, dass die Marksubstanz des Schweines vollständig nervöser Natur ist, dass ihr Ursprung, ihre Entwickelung und endliche Lagerung in bloss topischer und nicht entwickelungsgeschichtlicher Beziehung zur Rindensubstanz stehen, indem vielleicht eine Gewebsart sich in beide Teile, Mark und Rinde differenziert.

Ich habe bereits auch die in einem gewissen Stadium bestehende topographische Ähnlichkeit mit den Supra- und Interrenalkörpern der Selachier hingewiesen und muss nun in Rücksicht auf den erwachsenen, bleibenden Zustand sagen, dass auch hier die Beziehungen rein topische geblieben sind, indem kein Blastem beide Bestandteile gemeinsam erzeugt.

Wiederholen wir in Kürze die Art des Zusammentretens der nervösen und der vom Epithel abstammenden Substanz, so ergiebt sich folgendes: Die erste Anlage des Sympathicus erfolgt zu einer Zeit, wo von einer Nebenniere noch nicht die Rede ist. Es besteht ein Ramus visceralis, dessen Abstammung vom ventralen Rumpfnerven deutlich zu verfolgen ist. In dem Nerven, soweit er längs der Urniere hinabzieht, sind Zellen eingelagert,

die als erste Anlage der Ganglien anzusprechen sind. Im Verlaufe der Entwickelung werden immer mehr von diesen Zellen sichtbar, bis sie schliesslich eine kompakte Masse bilden, die längs der mittlerweile ebenfalls angelegten Nebennierenrinde herabziehen und nun zu den grossen Bauchganglien des Sympathicus gehörend gerechnet werden muss. Innerhalb dieser Ganglienmasse sieht man zahlreiche Nerven. Mit der Nebenniere selbst tritt der Sympathicus vorläufig in keine nähere Beziehung. Im Verlaufe der Entwickelung aber beginnen Antheile der Sympathicusganglien überall dort, wo sie der Nebenniere anlagern, die zarte Kapsel zu durchbrechen und in das Innere einzuwuchern. Sie lagern zuerst zu Ballen vereinigt oder in Stränge ausgezogen an der inneren Peripherie der Rinde und wachsen successive immer mehr und mehr ins Innere, bis sie das Centrum erreicht haben, wo sie dann zu einer einheitlichen Masse konfluieren. Hier und da erhält sich ein Rest von Markzellen zwischen den Rindenzellen, der vom Centrum gegen die Peripherie zieht. Zugleich mit der Marksubstanz wachsen zahlreiche Nerven und Gefässe in das Innere.

Ich will noch in kurzem einige Worte über die chromaffinen Zellen nach meinen Erfahrungen mitteilen. In jüngster Zeit erschien von Kohn eine Arbeit über den „Bau und Entwickelung der sogenannten Carotisdrüse" in welcher Kohn folgende Befunde feststellte: Die Bestandteile der Carotisdrüse stammen vom Sympathicus; das spezifische Gewebselement ist die chromaffine Zelle; diese entsteht aus embryonalen Sympathicuszellen, vermehrt sich durch Teilung und ordnet sich mit ihresgleichen zu Zellballen."

Wenn ich meine wenigen Erfahrungen über das Kapitel chromaffine Zelle mit den Ergebnissen Kohns vergleiche, so muss ich ihm vollständig beistimmen. Wir finden nämlich in der Nebenniere des Schweines alles das, was mit Chromsalzen die bekannte Reaktion giebt, vom Sympathicus abstammend.

Ich finde deshalb seinen Vorschlag, diese Sympathicusbestandteile als „Paraganglien" zu bezeichnen, auch für die Marksubstanz der Nebenniere durchaus annehmbar.

Als diese Arbeit bereits fertig war, erschien in jüngster Zeit eine Abhandlung Aichels „über vergleichende Entwickelungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren und über ein neues normales Organ des Menschen und der Säugetiere."

Aichel kommt zu folgenden Ergebnissen: „Wir finden bei niederen Wirbeltieren zwei Nebennierenanlagen, die eine entsteht aus Querkanälchen der Urniere und liefert die Suprarenalkörper, die andere entsteht aus den Urnierentrichtern und liefert den ursprünglich paarigen Interrenalkörper. Bei höheren Wirbeltieren entstehen die Nebennieren aus den Urnierentrichtern. Dieser Vorgang lässt sich bis zu den Rodentien unmittelbar nachweisen, von da ab entstehen die Nebennieren frei im Mesenchym, doch dürften auch hier die Urnierentrichter in letzter Linie die erste Anlage liefern."

Was zunächst Aichels Befunde bei Selachiern angeht, so ist folgendes zu sagen: Er behauptet, der paarige Suprarenalkörper entwickelt sich aus den Querknälchen der Urniere. Nun hat im Jahre 1899 Kohn in seiner Arbeit „Über die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie der Wirbeltiernebenniere im allgemeinen", — den strikten Nachweis geführt, dass der Suprarenalkörper der Selachier bloss Abschnitte der sympathischen Ganglien darstelle und mit der Nebenniere nichts gemein habe.

Was Aichels Befunde über die Entwickelung der Rindensubstanz bei Säugern betrifft, so möchte ich ihm gegenüber einiges hervorheben. Er sagt bei Besprechung der Entwickelung der Nebenniere beim Kaninchen (S. 23): Man sieht an einem Querschnitt durch einen 6,5 mm langen Kaninchenembryo eine

röhrenförmige Einstülpung des Leibeshöhlenepithels. . . . Das Ende des Röhrchens geht in einen Zellhaufen über, dessen Zellen in lebhafter Teilung begriffen sind. Das Leibeshöhlenepithel zeigt an der Abgangsstelle der röhrenförmigen Umstülpung eine Einkerbung, einen Trichter. Weiter kaudalwärts hat der Zellhaufen einen Zusammenhang mit der Ausstülpung des Leibeshöhlenepitheles schon verloren, zugleich hat sich die Ausstülpung in einen Zellstrang ohne Hohlraum umgewandelt. Deutlich ist aber am Ende des Zellstranges die trichterförmige Einziehung des Leibeshöhlenepithels wahrzunehmen." Ferner: „Ausser dem Zellhaufen am Ende der röhrenförmigen Umstülpung des Leibeshöhlenepithels liegt hinter ihm ein zweites, der zugleich in die Schnittfläche fiel und dem zunächst höheren Trichter angehört."

Aichel sagt dann bei der Deutung dieser Befunde: „Ich stehe nicht an, die Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels als Überbleibsel oder als sich rückbildende Urnierentrichter anzusehen, aus denen die erste Anlage der Nebenniere entsteht."

Auf diese Befunde möchte ich mir folgendes entgegenzuhalten erlauben: Ich habe eine Reihe von Ratten-, Kaninchen- und Schweine-Embryonen von jenem Alter untersucht, bei denen nach Aichel sich die fraglichen Einstülpungen des Leibeshöhlenepitheles finden. Ich habe analoge Bilder, wie Aichel sie beschreibt und abbildet, gesehen, konnte aber nicht die Überzeugung gewinnen, dass es sich hier um Urnierentrichter handle.

Bei einem Kaninchenembryo von $7^1/_2$ mm liessen sich Einstülpung durch 95 Schnitte à 10 μ verfolgen, was eine Länge von ca. 1 mm für jeden Trichter gäbe.

Bei einem Schweine-Embryo von 10 mm durch 140 Schnitte à 10 μ, was einer Länge von 1400 μ = $1^2/_5$ mm gleichkommt.

Ich kann infolgedessen schon allein nicht annehmen, dass diese Einstülpungen Urnierentrichter bedeuten, zumal ich, wenn ich die Abbildungen Semons vergleiche, finde, dass die Trichter

der Urniere 0,08—0,1 mm messen (Semon, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, Taf. II. Abb. 4a).

Ausserdem finden sich noch kleinere Falten, die an die Nebenniere heranreichen, aber weder durch ihr Aussehen, ihr Epithel, noch durch ihre Anordnung (Mangel der Metamerie), es wahrscheinlich machen, dass wir es mit Trichtern zu thun haben.

Die Entwickelung der Marksubstanz stellt sich Aichel in der Form vor, dass von der Kapsel ausziehende Bindegewebszüge die Randteile in einzelne Zellhaufen teilen. Später erst treten in den mittleren Abschnitten Gefässe auf, die die Zellen der Anlage in Stränge sondern. Dieses geschieht zu einer Zeit, in der von einem Einwandern von Zellen des Sympathicus nicht mehr gesprochen werden kann. Aichel glaubt daher, dass sich Mark und Rinde aus einem und demselben Urgewebe entwickeln, während der Sympathicus bloss die Nerven des Organs liefert. —

Herr Hofrat Professor E. Zuckerkandl hat mir auch bei dieser Arbeit unermüdlich mit Rat und Unterstützung beigestanden. Es möge mir daher gestattet sein, an dieser Stelle meinem verehrten Chef und Lehrer innigsten Dank zu sagen.

Litteraturverzeichnis.

1. Aichel, Otto, Vergleichende Entwickelungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 56, H. 1. 1900.
2. Alexander, Carl, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. von Ziegler. Bd. 11. 1892.
3, Arnold, Julius, Ein Beitrag zur feineren Struktur und dem Chemismus der Nebenniere. Arch. f. pathol. Anat. von Virchow. Bd. 35. 1866.
4. Balfour, F. M., Monograph on the developpement of Elasmobranch Fishes. London 1870.
5. — Über den Bau und Entwickelung der Suprarenalkörper. Biol. Centralbl. 1881. Nr. I.
6. Bergmann, C., Dissertatio de glandulis suprarenalibus. Göttingen 1839.
7. Braun, Über den Bau und Entwickelung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut der Universität Würzburg. Bd. 5, 1882.
8. Brunn, A. von, Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwickelung der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8, 1872.
9. Canalis, P., Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. 4.
10. Dostoiewsky, Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren der Säugetiere Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27, 1886.
11. Dogiel, Die Nervenendigungen in den Nebennieren der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1894.
12. Eberth, C. J., Die „Nebennieren“ in Strickers Handbuch der Gewebelehre. 1871.
13. Ecker, A., Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbeltierklassen. Braunschweig 1846.
14. Frey, H., On the suprarenal capsules Todd, Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. London 1849.

15. Flint, Reticulum of the adrenal. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
16. Fusari, De la termin. d. fibr. nerv. e. l. capsules surrénales. Arch. ital. de biologie Bd. 16.
17. Gottschau, M., Über Nebennieren der Säugetiere, speziell über die des Menschen. Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. 1882.
18. — Über die Nebennieren der Säugetiere. Biol. Centralblatt Bd. 3, 1883. Nr. 18.
19. — Struktur und embryonale Entwickelung der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883.
20. Harley, G., The histology of the suprarenal capsules in Lancet 5 n. 12. June 1858.
21. Henle, Zeitschr. f. rationelle Medizin. Bd. 24 und systematische Anat. Bd. 2, H. 3.
22. Holm, F., Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. 53. 1866.
23. Hultgren und Andersson, Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebennieren. Skandinavisches Archiv f. Physiologie. H. 2—5.
24. Huschke, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers von S. v. Sömmering. Beendet von Huschke. Leipzig 1844
25. Inaba, M., Notes on the developpement of the suprarenal Bodies in the mouse. Journ. of the college of science. Tokio Vol. IV, pars 1.
26. Janošik, Bemerkungen über die Entwickelung der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12, 1883.
27. — Bemerkungen über die Entwickelung des Genitalsystems. Sitzungsber. d. Kais. Akademie in Wien. Bd. 90, H. 3. 1890.
28. Koelliker-Ebner, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 3.
29. Kohn, A., Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Wirbeltiernebenniere im allgemeinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1899.
30. — Über den Bau und die Entwickelung der sog. Carotisdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. 1900.
31. Krause, Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie. 1879.
32. Leydig, Beitrag zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
33. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.
34. Lubarsch, Ergebnisse der spez. pathol. Morphologie und Physiologie der Nebennieren. Lubarsch u. Ostertag Wiesbaden 1856.
35. Meckel, Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie. Halle 1806.
36. Mitsukuri, On the developpement of the suprarenal bodies in Mammalia. Quaterly journal of mikrosk. Science, Vol. XXII.
37. Moers, Über den feineren Bau der Nebenniere Arch. f. pathol. Anat. Bd. 29.
38. Mühlmann, Zur Histologie der Nebenniere. Virch. Arch. Bd. 146.
39. Nagel, Über die Struktur der Nebennieren Müllers Archiv f. Anat. u. Phys. 1834.

40. Onody, Entwickelung des Sympathicus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26. 1886.
41. Pfaundler, Zur Anatomie der Nebenniere. Sitzungsberichte d. kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 101. 1892).
42. Rabl, Hans, Entwickelung der Nebenniere bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891.
43. Schmidt, Dissertatio de gland. suprarenalibus. 1785.
44. Semon, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystemes der Wirbeltiere. Jena 1891.
45. Stannius, Nouveau manuel l'anatomie comparée. T. I.
46. Stilling, Zur Anatomie der Nebennieren. Virchows Arch. Bd. 109. 1887.
47. Valenti, Sullo sviluppo delle capsule surrenale nel pollo ed in accuni mammiferi. Pisa 1889.
48. Weldon, On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quaterly journal of mikr. sciences. Vol. XXIV.
49. Wiesel, Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 108.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Schnitt durch die Nebenniere eines neugeborenen Schweines. Fehlen der Zona reticularis. Vergr. $^{25}/_{1}$.

Z. f. Zona fasciculata.
Z. g. Zona glomerulosa.
M. Marksubstanz.

Fig 2. Querschnitt durch einen Schweineembryo von 2,5 cm Scheitelsteisslänge. Vergr. $^{60}/_{1}$.

Nb. Nebenniere.
S. Sympathicus.
A. Aorta.
W. Wirpel.
Ni. Niere.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Schweineembryo von 3 cm Scheitelsteisslänge. Vergr. $^{60}/_{1}$.

R. d. N. Rinde der Nebenniere.
G. Ganglienanlage.
S. Sympathicus.
W. Wirbel.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Schweineembryo von 4 cm. Vergr. $^{60}/_{1}$.

R. d. N. Rinde der Nebenniere.
Bgw. Bindegewebe.
S. G. Sympathicus-Ganglien.

Fig. 5. Querschnitt durch die linke Nebenniere eines Schweineembryo von 5,5 cm. Vergr. $^{90}/_{1}$.

R. d. N. Rinde der Nebenniere.
N. S. Sympathicus.
S. G. Ganglionöse Substanz vom Sympathicus.
N. = Nerv.

Fig. 6. Aus der Nebenniere eines 7 cm langen Schweineembryo. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Z. f. Zona fasciculata.
Mb. Markballen.
Bg. Blutgefäss.

(Injektion mit Eiweiss-Tusche nach Grosser. Der Markballen liegt an der äussersten intrakapsulären Peripherie. Fehlen der Glomerulosa.)

Fig. 7. Schnitt durch die Nebenniere eines 7 cm langen Schweineembryo. Vergr. $^{70}/_{1}$.

Z. f. Zona fasciculata.
Mb. Markballen.
N. Nerven.
S. G. Sympathicus-Ganglion.

Fig. 8. Schnitt durch eine Nebenniere eines Embryo von 7 cm. Vergr. $^{80}/_{1}$.

Mb. Markballen innerhalb der Kapsel.
S. G. Sympathicus-Ganglion.
R. d. N. Rinde der Nebenniere.
M, S. Marksubstanz.
N. Nerven.

Fig. 9. Dasselbe Objekt wie Fig. 7 in $^{200}/_{1}$ Vergr.

Mb. Markballen.
R. Rinde.
N Nerven.

Fig. 10. Schnitt durch eine Nebenniere eines Embryo von 7 cm. Vergr. $^{60}/_{1}$.

M. S. Marksubstanz.
R. Rinde.
S. G. Sympathicus-Ganglion.

Fig. 11. Schnitt durch die Nebenniere eines Schweineembryo von 8,6 cm. Vergr. $^{60}/_{1}$.

S. G. Sympathicus-Ganglion.
M. Marksubstanz.
Z. f. Zona fasciculata.
Z. g. Zona glomerulosa.

Fig. 12. Schnitt einer Nebenniere eines Schweineembryo von 9,4 cm. Vergr. $^{120}/_{1}$.

S. G. Sympathicus-Ganglien.
Z. f. Zona fasciculata.
M. b. Markballen.

Fig. 13. Dasselbe Objekt wie in Fig. 12. Ein Markballen mit dem ihn umgebenden Fasciculata-Zellen, Vergr. $^{250}/_{1}$.

Mb. Markballen.
Z. f. Zona fascicnlata-Zellen.

Fig. 14 Schnitt durch eine Nebenniere eines Embryo von 11,9 cm. Vergr. $^{40}/_{1}$.

R. Rinde.
M. Mark.

Aus dem pathologischen Institut zu Helsingfors (Finnland).

Über Centralgebilde

in

Vorderhornzellen der Wirbeltiere

von

Rud. Kolster,
Helsingfors.

Mit 84 Figuren auf den Tafeln XII/XV.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die cytologische Litteratur beschäftigt sich seit längerer Zeit mit Untersuchungen über die Bedeutung und das Vorkommen derjenigen Zellbestandteile, welche von van Beneden und Boveri ungefähr gleichzeitig entdeckt wurden und unter den Namen Attraktionssphären und Centrosoma bekannt sind. Im Laufe der Jahre begann sich die Anschauung mehr und mehr Bahn zu brechen, dass diese Elemente als wirkliche Organe der Zellen zu betrachten wären. Hierbei ist allerdings nach unseren bisherigen Kenntnissen zu beachten, dass dieselben noch nicht überall und zu jeder Zeit nachgewiesen werden konnten, aber wie Flemming betonte, giebt es auch Organe, die nur zeitweise funktionieren.

Ihr erstes Auffinden geschah in Eizellen, wo während der Zellteilung die Centrosomen und Sphären oder vielleicht richtiger die Centralkörper und Attraktionssphären relativ leicht wahrnehmbar sind. Erst viel später gelang es dieselben auch an ruhenden Zellen nachzuweisen, ebenso wie an Zellen, welche sich nicht weiter teilen.

Zu letzteren gehören die Nervenzellen. Hierbei ist nicht übersehen worden, dass es in der Litteratur Angaben giebt über an Nervenzellen gefundene mitotische Figuren, aber erstens sind diese Befunde sehr spärlich und keineswegs über alle Zweifel

erhaben, zweitens nehmen auch Forscher, welche solche Figuren gesehen haben wollen, nicht an, dass dieselben wirklich zu einer Neubildung von Nervenzellen führen, sondern dass dieselben auf halbem Wege stehen bleiben.

Auf die grosse Litteratur vollständig einzugehen, welche über die Centralkörper und Attraktionssphären existiert, ist hier wohl nicht der rechte Ort. Aus derselben sollen daher nur einige Arbeiten herausgegriffen werden, die mehr theoretisches Interesse erwecken, um durch dieselben die Ansichten anzugeben, welche über die Bedeutung dieser Gebilde und deren Einfluss auf das Zellenleben zur Zeit bestehen. Die Befunde an Nervenzellen sollen jedoch möglichst vollständig zur Darstellung kommen.

So lange die Centralkörper als „Corpuscules polaires“ nur an Zellen, welche sich in Teilungsstadien befanden, bekannt waren, sah man in ihnen Anheftungspunkte der achromatischen Strahlen, welche die Sphäre bildeten und welche durch Zugwirkung die Überführung der Tochterchromosomen in je eine der neugebildeten Tochterzellen bewirkten.

Ihr Auffinden an Zellen, welche in Teilungsruhe standen, wobei oftmals auch nicht die geringste Spur einer Strahlenfigur um dieselben herum nachweisbar war und besonders das Antreffen derselben in Zellen, welche sich nicht weiter teilen, liessen jedoch ahnen, dass ihnen vielleicht doch auch eine andere Bedeutung zukommen könnte.

So hat Häcker[1]) dieselben als Centra für Stoffwechsel der Zellen angesprochen.

Mehr Aufsehen hat eine andere Auffassung ihres Wertes für die Zelle erregt. Flemming[2]) gelang es an verschiedenen

1) Häcker, Über den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. d. deutschen zoolog. Gesellsch. 1894.

2) Flemming, Attraktionsphären und Centralkörper in Gewebs- und Wanderzellen. Anat. Anz. 1891. Nr. 3.

Zellen, unter anderen an Leukocyten nachzuweisen, dass die Centralkörper in Ruhestadien doppelt vorhanden wären.

Heidenhain[1]) verfolgte diese Untersuchungen weiter, wobei er sich an die Leukocyten des roten Knochenmarkes vom Kaninchen besonders gehalten hat. Für die Darstellung der Centralkörper gelang es ihm eine vorzügliche Methode auszuarbeiten.

Nach seiner Ansicht bilden die Centralkörper das eigentliche Centrum der Zelle, wobei sie gemeinsam als Anheftungspunkte für ein von ihnen zur Peripherie der Zelle ausstrahlendes System feiner Radien dienen. Dass dieselben nicht stets auch das mathematische Centrum der Zelle einnehmen, trotzdem diese Radien ursprünglich gleiche Länge und gleiche Spannung besitzen sollen, hängt vom Auftreten des Kernes in der Zelle ab, welcher jedoch stets durch Wirkung der Radien gegen die Zellperipherie verschoben würde, nach welcher Richtung ein Ausweichen am leichtesten wäre. Alle Formveränderungen der Zelle sollen an eine Verkürzung oder Verlängerung der Zellenradien gebunden sein. Dieselben erhielten von Heidenhain die Bezeichnung „organische Radien“ und die aneinander gelagerten Centralkörper, welche als dynamisches Centrum fungieren sollen, den Namen „Mikrocentrum“. Mit Hülfe dieses „Spannungsgesetzes“ versucht Heidenhain unter anderem auch die Entstehung der Riesenkerne in gewissen Leukocyten zu erklären.

Eine sehr wichtige Beobachtung zur Beurteilung der Centralkörper hat Meves[2]) gemacht, indem es ihm gelang nachzuweisen, dass an den Spermatogonien von Salamandra ein cyklischer Zerfall mit nachfolgender Neubildung der Sphären vor-

---

1) Heidenhain. Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894

2) Meves, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, 1894.

käme. Es ist schwer diese Beobachtung mit der dargelegten Auffassung Heidenhains in Einklang zu bringen.

Dass die Centralkörper aber doch wohl in Beziehung zu Bewegungserscheinungen an Zellen stehen können, scheint aus gleichzeitigen Beobachtungen Henneguys[1]) und v. Lenhosséks[2]) hervorzugehen. An Flimmerepithelzellen gelang es diesen Forschern nachzuweisen, dass in der einer jeden Cilie zukommenden, sich mit Eisenhämatoxylin leicht färbenden Verlängerung in die Zelle hinein je ein Centralkörper sich befände. Derselbe liegt in der breitesten Partie der Verlängerung innerhalb der Zelle dicht unter der Aussenfläche.

Peter[3]) hat durch Zerschneidung lebender Wimperzellen aber den Nachweis geliefert, dass eine Wimper sofort ihr Bewegungsvermögen verliert, wenn dieselbe von ihrem Basalkörper oder Centralkörper getrennt wird.

Kann man vielleicht an den Wimperzellen noch Zweifel über die dynamische Einwirkung der Centralkörper hegen, insofern dass die Identität der Basalkörper mit den wirklichen Centralkörpern noch nicht strikte erwiesen ist, so steht an den Spermatozoen die Sache anders. Hier ist es genau nachgewiesen, wo das Centrosoma an der Bildung desselben Teil nimmt und gelang es Peter durch Zerstückelung derselben nachzuweisen, dass jegliche Bewegung sofort aufhört, wenn das Centrosoma vom Schwanze des Samenfadens entfernt worden ist.

Dass gerade für die Entwickelung der Samenfäden die Centralkörper von grosser Bedeutung sind, lehren uns die Forschungen der letzten Jahre auf dem Gebiet der Spermatogenese.

---

1) Henneguy, Sur les rapports des ciles vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'Anat. microscop. T I, 1898.

2) v. Lenhossék, Über Flimmerzellen. Verh. d. anat. Gesellsch. zu Kiel. 1898.

3) Peter, Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. Anat. Anz. Bd. 15, 1899.

Hier mag darauf hingewiesen werden, dass die Centralkörper aus den Samenmutterzellen körperlich auswandern und in die Spermatozoen übergehen können, wie dieses Meves[1]) zuerst nachwies.

Für die Lehre von der Befruchtung ist ebenfalls das Stadium der Centralkörper sehr wichtig gewesen. Es mag darauf hingewiesen sein, dass Fols[2]) berühmte Centrenquadrille gerade darin bestehen sollte, dass nach seiner Ansicht das Eicentrosoma und das Spermotozooncentrosoma bei der Befruchtung anfangs polare Stellungen einnähmen und alsdann sich teilen sollten, worauf ein Auseinanderrücken der beiden Teile um den Kern herum eintrete, welches in einem, beim Zusammentreffen je eines männlichen und weiblichen Centrosomateiles eintretendem Verschmelzen dieser zwei Teile zu hermaphroditischen Centrosomen für die zwei Tochterzellen führte.

Die Ansicht Fols hat nun gerade nicht Bestätigung gefunden. Für einzelne Fälle ist allerdings eine ähnliche Auffassung ausgesprochen worden, andere Forscher auf diesem Gebiet wollen aber geltend machen, dass dem Ei ein Centrosoma fehlt und dass dieser für die Zellteilung wichtige Faktor erst durch das Spermatozoon eingeführt wurde.

Geht nun auch aus dem Angeführten hervor, dass mit Ausnahme der Wahrscheinlichkeit eines dynamischen Einflusses noch wenig Sicheres über die Bedeutung der Centralkörper auch nur teilweise nachgewiesen sei, so zeigt dasselbe andererseits, dass diese Gebilde ein so grosses Interesse beanspruchen können, dass ein sicherer Nachweis ihrer Existenz oder Nichtexistenz für alle Zellenarten zu präzisiren ist.

---

1) Meves, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.

2) Fol, Le Quadrilla des Centros. Archives des sciences phys. et nat. 1891.

In Nervenzellen sind dieselben bisher nur selten gefunden und manche Angaben über ein Vorkommen derselben bedürfen sicher noch einer besonderen Nachprüfung.

So weit ich die Litteratur habe übersehen können, findet sich die erste Angabe über ein eventuelles Vorkommen von Centralkörpern in Nervenzellen bei Mann[1]). Dessen Untersuchungen betrafen die sympathischen Ganglienzellen von Kaninchen, in welchen sich 4—10 eigentümliche, durch Eisenhämatoxylin separat zu färbende Körper vorfanden. Dieselben bestehen aus je zwei hantelförmigen parallel liegenden Elementen. Ob wir es hier aber wirklich mit Centralkörperchen zu thun haben, muss wohl bis auf weiteres dahingestellt werden. Eine Verwechselung mit gefärbten Pigmentkörperchen ist nicht gänzlich ausgeschlossen.

v. Lenhossék[2]) fand nicht allzulange darauf, dass in den Spinalganglienzellen des Frosches Ganglienzellen einer bestimmten Grössenkategorie 30—45 μ Centralgebilde besässen.

In der Zellsubstanz lassen sich hier nach v. Lenhossék eine aus gröberen Schollen bestehende Aussenzone von einer feinkörnigen Innenzone unterscheiden. In der letzteren findet sich ein heller runder Fleck, der seiner Lage nach einer Delle im Kern entspricht. Inmitten dieses hellen Gebildes liegen ziemlich zahlreiche feine Körner, die einen Körper von 1—2 μ Durchmesser bilden.

Den aus Körnern bestehenden Körper deutet v. Lenhossék als Centrosom, die helle umgebende Substanz als Markschicht der Attraktionssphäre van Benedens.

Eigenthümlich bei v. Lenhosséks Beschreibung ist, dass nur an Zellen dieser Grössenkategorie sich diese Gebilde nach-

1) Mann, Changes in nerv cells during functional activity. Scottisch microscop. Society, 18. May, 1894.

2) v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1 6. 1895.

weisen lassen sollen und weder an den grösseren noch den kleineren in den Spinalganglien des Frosches ebenfalls vorkommenden Zellen.

Diese Beobachtungen hat v. Lenhossék mit Hülfe der Eisenhämatoxylinmethode gemacht.

Dehler[1]) hat die sympathischen Nervenzellen des Frosches mit derselben Methode untersucht. Seine Beobachtungen decken sich so ziemlich mit denen v. Lenhosséks. Die in den Zellen vorhandenen Körnerschollen liegen um einen neben dem Kern liegenden Raum herum gruppiert. In letzterem, welcher der Sphäre entspricht, finden sich zwei bis drei verklumpte Körner — die Centralkörper.

In den Nervenzellen der Vorderhirnrinde der Eidechse fand Buehler[2]) nicht nur Centralkörper innerhalb einer helleren Sphäre, sondern auch ausgesprochen radiäre Systeme. Nach den gegebenen Zeichnungen muss das von ihm benutzte Objekt für die Lösung hierher gehörender Fragen sehr günstig gewesen sein.

Aus der Grosshirnrinde des Menschen giebt Buehler ebenfalls zwei Abbildungen, welche deutliche Centralgebilde erkennen lassen.

Letztere Präparate waren durch Quecksilbernitratfixierung und Bordeauxeisenhämatoxylin gewonnen. Sonst benutzte Buehler Chromosmiumessigsäure — oder Sublimatfixierung mit nachfolgender gleicher Färbung.

In den grossen unipolaren Nervenzellen von Helix pomotia hat Mc. Clure[3]) scheibenförmige feinkörnige Sphären gefunden.

[1]) Dehler, Der feinere Bau der sympathischen Ganglienzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, 1895.

[2]) Buehler, Protoplasmastrukturen in Vorderhirnzellen der Eidechse. Würzburger Verhandl. N. F. Bd. 29, 1895.

[3]) Mc. Clure, On the presence of Centrosomes and attractions spheres in the Ganglion cells of Helix pomatia. The Princerton College Bulletin. 1896.

In denselben lagen durch Eisenhämatoxylin starke färbbare Körper, welche von ihm als unzweifelhafte Centralkörper gedeutet wurden. Zu erwähnen ist, dass die Sphäre nicht stets dicht am Kern, sondern auch von diesem entfernt liegen konnte.

Unter Benutzung von Roths Osmiumgemisch oder Sublimat-Eisenhämatoxylin gelang es Margaret Lewis[1]) in den ebenfalls unipolaren Nervenzellen eines zu den Moldonidae gehörenden Wurmes körnige Sphären mit deutlich radiärer Anordnung und deutliche Centrosomen zu finden.

Schaffer[2]) fand in den Schädelganglienzellen von Petromyzon nach Härtung in Pikrinsublimat und Färbung mit Eosin-Hämatein Sphären und zuweilen auch deutliche Centralkörper. Nach den gegebenen Abbildungen zu urteilen, liegen die Sphären keineswegs stets in regelmässiger Lage zum Kern, auch kann ihre Form wechseln.

In den elektrischen Zellen von Torpedo gelang es Solger[3]) ebenfalls Sphären aufzufinden.

v. Lenhossék[4]) teilte während der Verhandlungen auf dem Berliner Kongress der Anatomischen Gesellschaft mit, dass er vergebliche Versuche gemacht hätte Sphären und Centralkörper in centralen Nervenzellen von Säugern zu finden. Dagegen hätte er undeutliche Andeutungen derselben bei Knochenfischen gesehen. Er zieht aus seinen Untersuchungen den Schluss, dass dieselben sich bei erwachsenen Säugern nicht mehr erkennen lassen.

---

1) Lewis, Centrosome and sphere in certain of the Nerve-cells of an Invertebrate. Anat. Anz. Bd. 12, S. 189.

2) Schoffer, Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien- und Muskelzellen. Wiener Sitzungsberichte. Math.-Naturw. Klasse. Bd. 105. Abt. 3. 1896.

3) Solger, Über die Struktur der Ganglienzelle, besonders derjenigen des elektrischen Lappens von Torpedo. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Braunschweig 1881; nur aus Citaten bekannt.

4) v. Lenhossék, Über Nervenzellstrukturen. Verh. d. Anat. Gesellsch. Berlin 1896.

Dogiel[1]) untersuchte mit der Methylenblaumethode die Spinalganglien verschiedener Säugetiere. An einzelnen Zellen traf er hier in einiger Entfernung vom Kern einen hellen Fleck, in welchem ein stark gefärbtes Körnchen lag. Nach seiner Ansicht entsprächen diese Gebilde Sphären und Centralkörpern.

Holmgren hat den entsprechenden Gebilden in den Spinalganglienzellen ein längeres Studium gewidmet. Bei Lophius piscatorius[2]) hat er an axial gerichteten Schnitten eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Tigroidsubstanz gefunden „teils von der Mitte der Zelle radienartig auslaufende, teils auch konzentrisch um dieselbe angeordnete Züge". In der Mitte der Zelle fand er einen ungefähr 5 μ grossen, runden, äusserst fein granulierten Körper, der sich etwas dunkler als die übrigen Teile des Zelleibes mit Bordeaux-R färbt und drei, seltener zwei oder vier mit Eisenhämatoxylin schwarz tingierte Körper einschliesst.

Holmgren, welcher glaubt nachweisen zu können, dass der Kern der Spinalganglienzellen seine Form und Grösse ändern könne und dabei die Lage wechsele, will dieses in Verbindung mit der Nahrungsaufnahme der Zelle setzen und ist geneigt den Centralgebilden bei dieser Zellenthätigkeit eine wichtige Rolle zuzuteilen.

Buehler[3]) hat später noch die Spinalganglienzellen des Frosches und der Kröte auf diesbezügliche Strukturbilder untersucht. Seine hierbei erhobenen Befunde lassen sich in keiner Weise mit denen v. Lenhossék's früher über dasselbe Objekt gegebenen Angaben in Übereinstimmung bringen.

---

1) Dogiel, Zur Frage über den feineren Bau der Spinalganglien und ihrer Zellen bei Säugetieren. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 14, 1897.

2) Holmgren, Zur Kenntnis d. Spinalganglien von Lophius piscatorius. Anat. Hefte. Nr. 38.

3) Buehler, Untersuchungen über d. Bau der Nervenzellen. Würzburger Verhandlungen. Bd. 31, 1897.

Er findet einen einfachen oder gewöhnlich doppelten Centralkörper in der Nähe des Kernes liegen, welche das Centrum eines radiären Systems bilden. Die v. Lenhossékschen Centralkörper nehmen dagegen eine viel weiter vom Kern entfernte Lage in der Hauptmasse des Protoplasmas ein. Steht hier nun vielleicht noch nur Deutung gegen Deutung, so ändert sich doch die Sachlage damit, dass Buehler für das Auftreten der v. Lenhossékschen Centralgebilde eine recht annehmbare Erklärung nach eigenen Befunden zu geben imstande ist.

Es ist ihm gelungen die aus dem Achsencylinder in die Zelle eintretenden Fibrillen zu verfolgen. Dieselben bilden inmitten des Zellprotoplasmas eine Spirale, welche hier durchschnitten gerade eines der v. Lenhossékschen Bilder liefert.

Zu der gleichen Ansicht in Bezug auf v. Lenhosséks Centralgebilde ist Holmgren[1]) ebenfalls gekommen. In seinem Aufsatze bildet er zwei aufeinander folgende Serienschnitte ab, von denen der eine die Fibrillenspirale, der zweite einen Durchschnitt derselben darstellt. Die Übereinstimmung des letzteren mit v. Lenhosséks Centralkörpern ist auffallend.

Seit einigen Jahren habe ich mich auch mit den entsprechenden Gebilden beschäftigt. Mein erstes Untersuchungsobjekt waren die Spinalganglienzellen und Freudschen Zellen des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis. In meiner vorläufigen Mitteilung[2]) habe ich das Versehen gemacht die eigentümlich strukturierten und sich färbenden „Körperchen" der genannten Zellen mit den Sphären und Centralgebilden derselben zusammenzuwerfen. Erst später gelang es mir durch Veränderungen der Untersuchungstechnik dieselben von einander zu trennen[3]).

1) Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. 16.

2) Kolster, Studien über Protoplasmastrukturen in Spinalganglienzellen. Finska Läkaresällskapets Handlingar. Bd. 41, 1899.

3) Kolster, Studien über das centrale Nervensystem. II. Zur Kenntnis der Nervenzellen von Petromyzon fluvialitis. Acte societatis scientiarum Fennicae. T. XXIX. Nr. 2, 1900.

Nach meinen Beobachtungen liegen die einfachen oder doppelten Centralkörper hier nicht in einer ganz bestimmten Lage zum Kern. Radienartige Strukturen liessen sich mit meinen Methoden, Eisenhämatoxylin und Flemmings Dreifachfärbung, nicht nachweisen. Dagegen fand sich stets in der Nähe der Centralkörper eine besondere Beschaffenheit des Protoplasmas.

Dasselbe zeigte hier im Gegensatz zu der sonst ziemlich homogen erscheinenden Beschaffenheit eine Anhäufung gefärbter gröberer Körner. Diese Anhäufung grösserer Mikrosomen bildete unregelmässige mit Zacken versehene Formen, welche ihre Zacken in alle Richtungen entsenden konnten. Innerhalb derselben konnten die distinkten Centralkörper sowohl eine centrale wie excentrische Lage einnehmen.

In den übrigen Rückenmarkszellen nahmen die Centralkörper ebenfalls keine bestimmte Lage zum Kern ein. Dagegen unterschieden dieselben sich durch ihre Umgebung von denen der erstgenannten Zellen. Trotz gänzlich gleicher Behandlung, ich benutzte für meine Untersuchungen Serienschnitte, welche sowohl Rückenmark wie Spinalganglien umfassten, liess sich hier nie eine besondere Beschaffenheit des die Centralkörper umgebenden Protoplasmas nachweisen. Der Hauptsache nach habe ich allerdings an Material gearbeitet, welches für eine Darstellung der Radien wenig günstig war, wenn die Eisenhämatoxylinmethode gebraucht wurde und für die Nervenzellen ist die Flemmingsche Methode nicht so günstig wie für andere Objekte.

An allen Zellen lagen das einfache oder die doppelten Centralkörper von einem hellen Hof umgeben im Protoplasma.

In einer kurz darauf erschienenen vorläufigen Mitteilung[1]) wies ich darauf hin, dass ich diese Centralkörper ebenfalls in den motorischen und Hinterzellen von Cottus scorpius gefunden hätte.

[1]) Kolster, Über das Vorkommen von Centralkörpern in den Nervenzellen von Cottus scorpius. Anat. Anz. Bd. 17, 1900.

Untersuchungsmethoden.

Als die vorliegende Untersuchung begonnen werden sollte, waren mancherlei Bedenklichkeiten zu überwinden. In erster Hand war auf die positiven Behauptungen v. Lenhosséks[1]) Rücksicht zu nehmen, dass die Centralgebilde bei Säugern und Wirbeltieren in den centralen Nervenzellen nicht oder nur in umgewandelten Zustand vorhanden wären. Allzuviel Gewicht wollte ich dieser Aussprache allerdings nicht zuerkennen.

Wichtiger waren die Misserfolge, welche ich selber an centralen Nervenzellen bei Anwendung der Flemmingschen Dreifachfärbung zu verzeichnen hatte. Dieselben zeigten mir, dass wenigstens in meinen Händen diese sonst so vorzügliche Methode hier nicht allzuviel versprach.

Die zweite für meine Zwecke zu gebrauchende Methode war die Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Methode. Dieselbe konnte gute Resultate geben, wie meine eigenen Erfolge an Cottus scorpius lehrten; Buehlers[2]) und Holmgrens[3]) an anderem Material. Dass aber gerade mit derselben ebenfalls Misserfolge zu verzeichnen waren, weil diese Methode in Nervenzellen noch andere Substanzen spezifisch färbte, liess mich an eine Modifikation desselben denken. Wichtig war auch, dass mir die reine Sublimatfixierung keine vollkommen zufriedenstellenden Resultate gab.

Auf alle Versuche, die Methode für meine Zwecke brauchbar zu machen, will ich nicht eingehen. Hervorgehoben soll nur

---

1) v. Lenhossék, Über Nervenzellstrukturen. Verh. d. Anat. Gesellsch. Berlin 1896.

2) Buehler, Protoplasmastrukturen in Vorderhirnzellen der Eidechse. Würzburger Verhandl. N. F. Bd. 29, 1895.

3) Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius. Anat. Hefte, Nr. 38.

werden, dass die Eigenschaft der Tigroidsubstanz sich mit Eisenhämatoxylin intensiv zu färben schwer zu überwinden war, ebenso wie die gemachte Erfahrung, dass sich die Pigmentflecke bei derselben Methode ebenfalls schwärzten und der Entfärbung grossen Widerstand leisteten.

Aus meinem Suchen nach einer zweckmässigen Fixierung will ich nur anführen, dass mir die van Gehuchtensche Flüssigkeit sehr gefährlich schien. Je nach der Zeit, welche dieselbe einwirken darf, ändert sich das erhaltene Strukturbild. Bei ganz kurzer Einwirkung unterscheidet sich das Resultat wenig von dem mit einfachem absoluten Alkohol erhaltenen, lässt man aber die Flüssigkeit länger einwirken, so erhält man die schönste wabige Struktur, die nur um so deutlicher und grossmaschiger wird, je länger diese Flüssigkeit einwirken darf. Für normalhistologische Untersuchungen der Nervenzelle halte ich diese Flüssigkeit — allein verwendet — einfach für gefährlich.

Als für meine Zwecke besonders brauchbar erwies sich Pikrinsäure-Sublimat. Um die Dauer der nachfolgenden Auswaschung möglichst abzukürzen, habe ich stets zum 75 % Alkohol reichlich Lithiumkarbonat in Substanz hinzugefügt. Die Einwirkungsdauer der Fixierungsflüssigkeit beschränkte ich nach Vorversuchen auf 24 Stunden. Eine Jodbehandlung der Schnitte habe ich nur anfangs gebraucht, da es sich zeigte, dass alle Sublimatkrystalle durch das Auswaschen stets entfernt wurden.

Wenn nach dieser Fixierung die 2—3 μ dicken Schnitte mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, so erhielt ich eine ausgezeichnete scharfe Tigroidfärbung. Vergleichende Untersuchungen an normalem und pathologischem Material zeigten diese Färbung der Nisslschen beinahe überlegen.

Da mir an tigroidfreien Zellen anderer Herkunft diese Fixierung eine sehr leichte Darstellung der Centralkörper in Übereinstimmung mit den Resultaten früherer Forscher erlaubte, schien es mir nicht unmöglich an den Nervenzellen ebenfalls dieselbe

sichtbar machen zu können, wenn die Tigroidsubstanz ungefärbt bliebe, da dieselbe die Centralkörper verdecken oder auch nur schwer erkennbar machen könne. Infolge dieser Ansicht wurde nach einer Methode gesucht, welche die Tigroidsubstanz möglichst schonend entfernte oder wenigstens so umwandelte, dass diese später keine Affinität zum Eisenhämatoxylin besässe.

Meine ersten Versuche gingen darauf aus, die Fixierungsflüssigkeit so zu modifizieren, dass die Tigroidschollen von Anfang an nicht in färbbarer Form niedergeschlagen würden. Dieses lässt sich sowohl durch alkalische Zusätze zum Alkohol wie unter Umständen auch durch gewisse organische Säuren erzielten. Leider liess sich aber dann die ganze Eisenhämatoxylinfärbung gleichzeitig und nicht in der wichtigen allmählich erfolgenden Weise aus den verschiedenen Zellteilen entfernen.

Die Schlussfolgerung aus allen meinen Versuchen war bald gezogen, dass ein Resultat nur zu erzielen wäre, wenn es gelänge am fixierten Material die gewünschte Umwandlung oder Lösung der Tigroidsubstanz zu bewirken ohne dass die Centralkörper hierdurch ebenfalls angegriffen würden. Dass dieses möglich wäre, wenigstens für mein Material gelang, wie es aus dem Folgenden hervorgehen wird, nachzuweisen.

Held[1]) und Eve[2]) geben an, dass Tigroid sich in Alkalien löse. Held hat Lithium carbonicum verwendet, Eve Ammoniak. Bethe[3]) hatte ebenfalls über seine Fibrillenfärbung bisher nur kurz angegeben, dass die Tigroidsubstanz durch Ammoniak und Salzsäure nach der Fixierung entfernt würde.

---

1) Held, Struktur der Nervenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897.

2) Eve citiert nach Ewing, Studies on Ganglion Cells. Archives of Neurology and Psychopathology. Vol. I, 1828.

3) Bethe, citiert nach Edinger und Wallenbergs Referat in Schmidts Jahrbücher für 1897 und 1898.

Aus meinen eigenen Versuchen mit verschiedenen Mitteln ergab es sich, dass das gewünschte Resultat leicht zu erhalten war, wenn das fixierte und ausgewaschene Präparat im Wärmeschrank mit ammoniakalischen Alkohol genügend lange behandelt wurde. Das Ammoniak liess sich darauf leicht durch Säurezusatz oder in anderer Weise entfernen.

Färbt man zwei Schnitte von Material, das in Pikrinsäuresublimat fixiert worden war und von welchem der eine einem Stück entstammte, welches die eben erwähnte Behandlung durchgemacht hatte und verfolgt die Differenzierung der neben einander liegenden Schnitte unter dem Mikroskop, so wird man von der Leichtigkeit überrascht, mit welcher sich die Tigroidsubstanz der Nervenzellen des behandelten Schnittes entfärbt.

Genaue Zeitangaben über die nötige Ammoniakbehandlung zu geben ist schwer, da sich Nervenzellen verschiedener Abstammung verschieden verhalten und für jedes Objekt die Zeiten erst herausprobiert werden müssen.

Noch ein weiterer Umstand war bei diesen Untersuchungen in Betracht zu ziehen, nämlich die Eigenschaft des Eisenhämatoxylins die Pigmentanhäufungen in den Nervenzellen zu färben. Durch chemische Mittel diese Färbung zu verhindern, wollte mir nicht gelingen. Allzu gefährlich ist diese Färbung allerdings nicht, denn, wenn die Differenzierung genau überwacht wird, erhält man die Pigmentkörner hellgrau, während die von mir später zu beschreibenden Körperchen noch eine rein tiefschwarze Farbe zeigen.

Es ist indessen leicht, sich pigmentfreie Zellen zu verschaffen, wenn das Lebensalter des verwandten Materiales jung genug ist. Bekanntlich tritt ja das Pigment erst mit zunehmendem Alter in den Nervenzellen auf.

Eine absolute Bedingung zur Erzielung günstiger Resultate ist die Verwendung möglichst frischen Materials. Die besten Resultate erhält man ohne Zweifel durch Injektion der Fixie-

rungsflüssigkeit in das Blutgefässsystem des Tieres, wie Mann vorgegangen ist. Diese immerhin grausame Methode lässt sich aber z. B. auf menschliches Material nicht verwenden und habe ich um ein möglichst vergleichbares Material zu haben, mich begnügt das Rückenmark den eben getöteten Tieren zu entnehmen und in die Fixierungsflüssigkeiten in dünne Scheiben zerschnitten, einzulegen. Das menschliche Material habe ich 3—5 Stunden nach dem Tode fixieren können.

Beschreibung der Beobachtungen.

Als meine technischen Untersuchungen soweit gediehen waren, dass ich an verschiedenem Material die unten zu beschreibenden Gebilde, mit beinahe vollkommener Sicherheit darstellen gelernt hatte, war bei uns die Jahreszeit schon soweit vorgerückt, dass es mir sehr schwer wurde, Material von allen Wirbeltierklassen zu erhalten.

Allerdings lag es nicht ausser dem Bereich der Möglichkeit sich solches zu verschreiben und vor der Absendung fixieren zu lassen. Ein Versuch fiel aber schlecht aus und zwar meiner Ansicht nach deswegen, weil der Aufenthalt in Alkohol nach der Entfernung der Pikrinsäure zu lange währte. Ich habe deshalb lieber kleine Lücken in meiner Serie entstehen lassen, als auf Grund eines unsicheren Materiales mich aussprechen wollen.

Da die Nervenzellen der Cyclostomen von mir schon vorher bearbeitet waren, schliesse ich dieselben hier aus. Die Nervenzellen von Amphioxus habe ich, da das Tier bei uns nicht vorkommt auf Grund des oben hervorgehobenen ebensowenig wie das der Selachier berücksichtigen können. Indessen glaube ich, dass mein Material für die prinzipielle Entscheidung des Vorkommens oder Nichtvorhandenseins der Centralkörper und

Sphären in den Vorderhornzellen der Wirbeltiere genügen müsse.

Aus verschiedenen Gründen wähle ich für die folgende Darstellung die Form, die Vorderhornzellen der verschiedenen untersuchten Tiere gesondert zu beschreiben. Die hierdurch allerdings bedingte Wiederholung gleichartiger Befunde schien mir nicht schwerwiegend genug eine andere Darstellungsform zu wählen, besonders deswegen, weil ich mich möglichst kurz fasse und mehr auf meine Abbildungen als auf die Beschreibung Wert lege.

Dieses kann ich umso leichter als alle abgebildeten Präparate stets von einem der anderen Arbeiter in unserem Institut kontrolliert wurden, in welcher Beziehung ich besonders Herrn Prof. Homén, Privatdozent Dr. Sibelius und Dr. Ernroth Dank schulde.

Die von mir untersuchten Tiere waren folgende: Cottus scorpius und quadricornus, Rana temporaria, Tropidonotus natrix, Anguis fragilis, Testudo graeca, Columba domestica, Ovis aries, Bos taurus, Sus scrofa, ausserdem standen mir das Rückenmark eines halbjährigen Kindes und eines an Botriocephalusanämie verstorbenen 40jährigen Mannes zur Verfügung.

Cottus scorpius und quadricornus.

Die Vorderhornzellen dieser beiden einander nahestehenden Arten werden gemeinsam behandelt werden, da die Übereinstimmung so gross war, dass ein Auseinanderhalten derselben nicht zu begründen wäre.

Zuerst soll mit einigen Worten die Kernform der Vorderhornzellen beschrieben werden. Den Kernen wurde an diesem Material ziemlich viel Zeit gewidmet, weil mir aus anderen vor-

hergehenden Untersuchungen bekannt geworden war, dass die landläufige Beschreibung der Kerne der Nervenzellen als ovale glatte Körper nicht stichhaltig wäre. Zu diesem Zweck wurden aus den angefertigten 2 μ dicken Serien von vielen Kernen die aufeinanderfolgenden Kernquerschnitte gezeichnet und ein Teil auch nach der gewöhnlichen Plattenmodelliermethode rekonstruiert. Es ergab sich aus dieser ziemlich langwierigen Arbeit, dass die Kerne wohl niemals einen glatten Umriss haben. Im Gegenteil, die Form wechselt sehr stark und zeigt von einfachen seichten Dellen bis zu ziemlich tiefen Einkerbungen alle nur möglichen Übergangsformen. Dieses geht auch aus den beigefügten Zeichnungen deutlich hervor.

Wichtiger für die vorliegende Frage war aber die nach der Lage der Delle des gewöhnlich excentrisch liegenden Kernes der Protoplasmamasse gegenüber. Ein wenig erschwert wurde die Beurteilung dadurch, dass an den dünnen Schnitten oft gar keine, oder höchstens Bruchstücke der Dendriten zur Beobachtung kamen. Sieht man aber von diesem Dendritenprotoplasma ab, so ist die Lage der Kerneinkerbungen so ziemlich regelmässig und beinahe stets der in den Schnitt gefallenen grösseren Protoplasmaanhäufung zugewandt. Kleinere Abweichungen von dieser Richtung lassen sich jedoch oft genug finden.

Sehr oft, beinahe könnte man sagen in mehr als der Hälfte der untersuchten Zellen gelang es bei der oben erwähnten Methode, meistens arbeitete ich hier ohne Ammoniakbehandlung, schwarze minimale Körperchen im Protoplasma zu entdecken. Man muss sich hierbei allerdings hüten, die in vielen Zellen vorhandenen, eine leicht graue Farbe annehmenden Pigmentkörner mit denselben zu verwechseln, welches aber bei einiger Aufmerksamkeit nicht schwer ist.

Diese schwarzen Körperchen sind wohl meistens doppelt und können in ziemlich weiten Abständen von einander liegen, Fig. 7, obwohl es häufiger beobachtet wird, dass ihre Lage zu

einander eine so intime ist, dass eine Trennung derselben zu den allerschwersten und die grösste Aufmerksamkeit erfordernden Beobachtungen gehört. Sehr oft ist mir eine solche Trennung auch nicht gelungen, sodass ich zu der Annahme gezwungen, dass entweder Verklumpungen vorlagen oder dass sie in seltenen Fällen auch einfach vorhanden sein können. Selbstverständlich beachte ich bei diesem Ausspruch alle die Einwände, welche aus Fehlerquellen der Präparate erhoben werden können.

Die Verbindungslinie dieser Körperchen besitzt keine bestimmte Richtung in Bezug auf den Kern. Sie kann den Kern schneiden wie z. B. in Fig. 8, ebenso oft, wenn nicht noch häufiger, läuft aber ihre Verlängerung an demselben vorbei. Bei der Kleinheit dieser schwarzen Körperchen ist es nicht stets ganz leicht zu entscheiden, ob sie völlig rund oder vielleicht etwas länglich geformt sind. In einigen Fällen wäre ich eher zu letzterer Annahme geneigt. Ihre Grösse ist kaum jemals die gleiche. Allerdings sind die Unterschiede oft so gering, dass es nicht möglich ist, dieselben zeichnerisch wiederzugeben.

Diese schwarzen Körperchen nehmen im Zellenleibe sehr verschiedene Lagen ein. Nur eine Regelmässigkeit habe ich gefunden, welche darin besteht, dass, wenn die Kerneinkerbung in den Schnitt gefallen ist, die Körper eine Lage in der Zelle einnehmen, welche dieser Kernseite entspricht.

Zu den seltensten Beobachtungen gehören Zellen, wie sie in den Figg. 4 und 5 wiedergegeben sind. Hier liegen nämlich die schwarzen Körperchen ziemlich dicht am Kern. Gewöhnlich ist ihre Lage weit entfernter von demselben. Sie können sogar beinahe peripher am entgegengesetzten Ende der Zelle liegen, z. B. Fig. 8.

Das Protoplasma dieser Zellen ist meistens bei dieser Behandlung sehr gleichmässig. Hin und wieder treten aber längere oder kürzere peripher verlaufende feine Fäserchen in

Erscheinung. Einige wenige Zellen zeigen eine aus konzentrisch angeordneten hellroten Schollen bestehende Zusammensetzung, wie z. B. Fig. 7.

Um die oben beschriebenen schwarzen Körperchen herum findet sich beinahe immer eine besondere Anordnung des Protoplasmas. Kaum jemals ist diese auf bloss einen hellen Hof beschränkt. Wenn die, die Körperchen umgebende Struktur nur wenig ausgesprochene Kennzeichen besitzt, finden wir doch immerhin hier Andeutungen, dass alles hier nicht wie im übrigen Teil der Zelle angeordnet ist, wie z. B. in der Zelle, welche als Vorlage für Fig. 10 diente.

Hier liegen die beiden schwarzen Körperchen ein wenig excentrisch innerhalb eines schon bei schwächerer Vergrösserung sichtbaren runden hellen Fleckes inmitten des sonst sehr gleichmässig erscheinenden Protoplasmas. Bei starker Vergrösserung aber sieht man, dass in diesem recht scharf abgegrenzten Flecken einzelne blasse, grössere Mikrosomen liegen, welche eine schwache Andeutung zu konzentrischer Anordnung zeigen, obwohl so schwach ausgesprochen, dass ich dieselbe nicht in der Zeichnung hervorheben liess.

Häufiger ist schon eine Protoplasmastruktur, wie wir sie in den Figg. 4 und 8 abgebildet sehen. Um die von einem äusserst minimalen hellen Hof umgebenen schwarzen Körperchen liegt eine wohl meistens längliche Anhäufung dunkel tingierter feiner Körner, welche sich allmählich in das umgebende Protoplasma verlieren. Eine scharfe Abgrenzung dieser Körneranhäufung habe ich nicht gefunden.

Viele Übereinstimmung mit der letztgenannten Struktur zeigen Zellen wie Fig. 5. In diesen liegen die schwarzen Körperchen ziemlich nahe am Kern. Die denselben entsprechende Kernseite ist von einem verschieden mächtig entwickelten, halbmondförmigen, dunkel tingierten Protoplasmasaum umgeben, in dessen Mitte die schwarzen Körner an der

Peripherie liegen. Wenn auch noch so wenig dieser dunkel tingierten Protoplasmamasse ausserhalb der schwarzen Körperchen angetroffen wird, so liegen dieselben doch nie so weit in die Zelle hinein verschoben, dass sie nur an der Kernseite von dieser dunkelgefärbten Masse begrenzt wären.

Manches Mal findet man auch, dass die schwarzen Körperchen innerhalb eines hellen Kreises liegen, der aus aneinander gereihten grösseren und dunkleren Mikrosomen besteht. Von dem in der Mitte liegenden Körperchenpaar entspringen einige divergierende Reihen ebensolcher Mikrosomen. Diese radiären Reihen endigen scheinbar in dem runden körnigen Umriss. Dass es aber nicht immer, vielleicht sogar nur selten der Fall sei, möchte ich aus dem Grunde für wahrscheinlich halten, dass ich öfters in der Umgebung kurze Bruchstücke von Mikrosomenreihen gesehen habe, welche verlängert gerade auf das schwarze Körperchenpaar zuliefen. Einen Zusammenhang habe ich allerdings nicht in meinen Schnitten beobachtet. Zu dieser Zellgruppe gehört Fig. 1.

Die Figg. 2 und 3 bieten Beispiele einer Protoplasmaanordnung dar, die sehr häufig zur Beobachtung kommt. In diesen Zellen finden wir inmitten des mehr gleichmässig tingierten oder aus Aneinanderlagerung kleiner, unregelmässiger hellroter Schollen bestehenden Zellenleibes einen grossen runden Fleck, der ein etwas dunkleres Aussehen besitzt. Eine grösstmögliche Vergrösserung löst denselben aber in einzelne Körner auf. Es scheint mir nach meinen Beobachtungen, als wäre man berechtigt anzunehmen, dass hier eine regelmässig konzentrische Anordnung der Körner vorläge, ohne dass ich dieses mit absoluter Sicherheit feststellen konnte; weil diese Zellen überall, wo ich sie vorfand, stets nur sehr blass gefärbt waren. Ziemlich in der Mitte dieses körnigen Fleckes lagen von einem hellen Hof umgeben, die schwarzen Körperchen.

Zuweilen lag der blasse körnige Fleck weit vom Kerne entfernt in der Zelle, Fig. 2. Ein anderes Mal konnte seine äusserste Kante den Kern berühren und so eine Art Ähnlichkeit mit den in Fig. 4 repräsentierten Zellen darbieten.

Dass ich mich für die Annahme einer konzentrischen Anordnung der blassen Körner in diesen Flecken entschieden habe, beruht nicht zum wenigsten auf das Beobachten von Zellen, wie eine in Fig. 6 abgebildet ist. An diesen trifft man ein ähnliches Bild an, aber mit einem Unterschied, der gerade von Bedeutung ist. In dem runden Fleck finden sich nicht nur blasse, grössere Körner, sondern auch solche, welche sich sehr stark haben färben lassen und dadurch deutlich hervortreten und dem Fleck eine sattere Färbung als die des umgebenden Protoplasmas verleihen.

In allen Zellen trifft man aber die Radien nicht so dicht aneinander liegend, wie in den eben erwähnten, an. Sie können in viel geringerer Anzahl vorhanden sein und entspringen alsdann gewöhnlich von einem Ringe ebensolcher Körner, welche den in diesen Fällen ziemlich grossen hellen Hof umgeben, innerhalb welchen die schwarzen Körperchen liegen. Alle Radien sind alsdann auch nicht gleichlang, teilweise trifft man sie nur in kurzen, abgeschnittenen Stücken an. Ein hübsches Beispiel, der in solchen Schnitten zu beobachtenden Struktur ist in Fig. 9 zur Abbildung gekommen.

Noch auf eine andere Form der Anordnung dieser schwarzen Körperchen muss hingewiesen werden. Diese findet man meistens in Zellen, die eine sehr schwache Färbung ihrer Grundsubstanz angenommen haben, welches besonders darauf zurückzuführen ist, dass die rotgefärbten Schollen, welche hier angetroffen werden, von breiten vollkommen untingierten Zwischenräumen getrennt werden. In diesen Zellen liegen die schwarzen Körperchen nie dicht nebeneinander. Der Abstand zwischen denselben schwankt allerdings etwas, ist aber jedenfalls der grösste, welcher

mir in den Vorderhornzellen von Cottus vorgekommen ist. Ein jedes Körperchen wird von einem eigenen hellen Hofe umgeben.

Zusammengehalten werden sie indessen doch, wenn dieser Ausdruck erlaubt ist, dadurch, dass dieselben von einem körnigen Protoplasma umgeben sind, welches entweder ein einziges, glatt umrandetes Ganzes bildete oder durch tiefe Einschnitte in verschiedene Teile getrennt erscheint, die dann durch schmale Brücken zusammenhängen. Zuweilen kommt es vor, dass von den beiden schwarzen Körperchen je einzelne Radien zu entstrahlen scheinen, die sich sogar kreuzen können, wie in Fig. 7.

Mit den vorher beschriebenen Radien möchte ich diese aber nicht gleichstellen, weil kleine nicht zeichnerisch wiederzugebende Unterschiede sich bemerkbar machen. Sie sind lockerer, teilweise liegen auch die Mikrosomen weiter von einander entfernt.

Rana temporaria.

Das Material bestand aus ausgewachsenen Wintertieren, welche im hiesigen anatomischen Institut für histologische Zwecke vorrätig gehalten waren. Das Rückenmark derselben liess sich ohne Schwierigkeit nach vorhergehender sorgfältiger Einbettung in Paraffin in Serien von 2 μ Dicke zerlegen.

Bei der von mir eingeschlagenen Behandlung zeigte eine Reihe von Zellen keine ganz scharfe Konturen, andere dagegen bewahrten ihre Umrisse sehr gut. Aller Wahrscheinlichkeit nach beruhte dieses wohl auf der Einwirkung des Ammoniaks. Hier wie auch in allen übrigen Fällen war bei Abschluss der Behandlung im Wärmeschrank die alkoholische Ammoniaklösung opalisierend und ein wenig schleimig geworden, wohl ein sicheres Zeichen dafür, dass gewisse Teile des behandelten Gewebes in Lösung gegangen war. Es ist sogar anzunehmen, dass nur

hierdurch die in so vielen der noch zu beschreibenden Zellen auch der anderen Tiere beobachteten Strukturen so scharf und rein sich beobachten liessen. Was speziell die Umrisse der Zellen betrifft, so ist dieses allerdings nicht ganz sicher, da unbestimmte Konturen auch ohne diese auflösende Behandlung zur Beobachtung kommen können.

Vergleicht man die verschiedenen Zellen eines Vorderhornes von Rana untereinander, so bemerkt man, dass die Protoplasmafärbung die Zellperipherie recht verschieden hervortreten lässt. In allen Zellen, deren äussere Umrisse nicht ganz scharf sind, finden wir eine stellenweise unterbrochene Begrenzung, welche aus unregelmässig geformten, dunkelbraunroten Schollen besteht. Die anderen Zellen entbehren vollständig eines solchen „Randschollenkranzes", zeigen dafür aber eine glatte und gleichmässig gefärbte Begrenzung. Innerhalb des Randschollenkranzes ist das Protoplasma im allgemeinen in gleichem Ton gefärbt, von einigen weiter unten des näheren zu besprechenden Teilen abgesehen.

In den Dendriten ist eine feinfibrilläre Struktur deutlich sichtbar. Oft gelingt es einzelne feine Fasern weit in die Zelle hinein zu verfolgen. Besonders häufig ist es möglich solche Fasern von einem Dendriten bis zum nächstliegenden genau zu verfolgen. In meinen sonst möglichst naturgetreu gezeichneten Figuren wurde diese feine Faserung absichtlich fortgelassen, um die von mir sonst gefundenen Strukturen deutlicher hervortreten zu lassen.

War die Färbung gut gelungen und, worauf besonders zu verweisen ist, das Auswaschen der Schnitte vor der Behandlung mit Hämatoxylin sorgfältig genug in stark strömendem Wasser gewesen, so fielen die bei der Eisenhämatoxylinmethode unvermeidlichen Niederschläge beinahe ganz fort und man sah bei mittlerer Vergrösserung rein schwarz gefärbte Nukleolen und sonst alles rot. Oft war es aber gerade an diesem Material günstiger, wenn die Entfärbung nicht ganz so weit getrieben

sondern unterbrochen wurde, wenn auch noch innerhalb des Kernes einige kleine schwarze Körner sichtbar waren.

Bei der Prüfung der Präparate mit starker Vergrösserung zeigte sich die Struktur des roten Protoplasmas aber keineswegs überall so gleichförmig wie oben, allerdings mit Reservation, gesagt worden ist. Zuerst aber einige Worte über die Kernform.

Diese ist nicht nur an dem mit Ammoniak behandelten Materiale verfolgt sondern stets auch an einfach in Pikrinsäuresublimat fixiertem. Das Ergebnis dieses Vergleiches war, dass die Ammoniakbehandlung die Kernform jedenfalls nicht mehr alterierte.

Vergleichen wir in Bezug auf die Kernform die beigegebenen Figg. 11—21, so sehen wir, dass diese vielfachen Wechselungen ausgesetzt ist. Da stets Serienschnitte zur Verwendung kamen, liess es sich an günstig liegenden Zellen auch durch Heranziehung vorhergehender oder nachfolgender Schnitte leicht feststellen, dass auch die Kerne, welche in einem Durchschnitt einen glatt ovalen Umriss zeigten, in anderen mehr weniger tiefe Einkerbungen besassen und wir also gezwungen sind anzunehmen, dass die wenigstens überwiegend vorherrschende Form nicht die glatte kugelige oder ellipsoide ist, sondern obwohl diesem Grundtypus angehörend, Vertiefungen ihrer Oberfläche besitzt.

Bei der bekannten reich verästelten Form der Ganglienzellen ist es leicht erklärlich, dass je nach der Schnittrichtung diese Vertiefung der Kernoberfläche sich das eine Mal, wenn der Schnitt in der Richtung eines der Hauptdendriten gefallen ist, sich einem grösseren Protoplasmadurchschnitt gegenüber befindet und ein anderes Mal die beim Schneiden entstehende Einkerbung des Flächenbildes vom Rand der Zelle nur durch eine schmale Protoplasmaschicht getrennt wird. Auf diese Weise ist jedenfalls meiner Ansicht nach die vielfach beobachtete Variation in der Lage der Kernvertiefungen der Protoplasmamasse gegenüber zu erklären.

In einer Reihe von Zellschnitten finden wir gerade dieser Einkerbung oder Delle des Kernes entsprechend in kleineren oder grösseren Abständen von derselben ein oder zwei distinkt schwarz gefärbte kleine Körperchen. Dieselben wechseln in verschiedenen Zellen scheinbar ein wenig in der Grösse, wo zwei nebeneinander liegen, sind dieselben gewöhnlich stets ungleich gross, obwohl die Differenz innerhalb so kleiner Grenzen schwankte, dass eine exakte zeichnerische Wiedergabe derselben nicht möglich war. In den Schnitten, welche zwei nebeneinander liegende schwarze Körperchen zeigten, lagen dieselben meistens einander so dicht an, dass erst durch genaue Beobachtung ein feiner, dieselben trennender, heller Streifen sichtbar wurde.

Einzelne Ausnahmen habe ich jedoch ebenfalls gefunden, eine solche ist in Fig. 14 wiedergegeben. Hier liegen die beiden schwarzen Körper durch einen verhältnismässig breiten Zwischenraum von einander getrennt.

Die Form dieser kleinen Körperchen muss ich als länglich bezeichnen, wenn die Bilder, welche die verschiedenen Präparate geliefert haben, zusammengestellt werden. Wo zwei nebeneinander liegend angetroffen wurden, lagen sie mit ihrer Längsachse parallel. Ob dieselben durch eine besondere Substanz untereinander verbunden sind oder nicht, war nicht sicher zu entscheiden. Alle Versuche mittelst Abstufung der Entfärbung den Nachweis einer eventuell vorhandenen „Centrodesmose" zu liefern wollten nicht entscheidend ausfallen.

Einen einfachen schwarzen Körper habe ich nur sehr selten im Verhältnis zur ganzen Zahl mit positivem Befund beobachteter Zellen gefunden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in diesen Fällen auch wohl in Wirklichkeit zwei Körperchen vorhanden gewesen sind, obwohl ihre Lage im Schnitt so gewesen, dass sie als einfaches Körperchen erschienen. Dafür spricht, dass in mehreren Fällen, wo ein einfaches Körperchen vorzuliegen schien, sich bei verschiedener Einstellung die Umrisse derselben in

einer Weise veränderten, die kaum anders als wie einer teilweisen Deckung entsprechend zu erklären war. Dass aber auch Fälle gesehen wurden, wo nichts auf ein Doppelgebilde schliessen liess, muss hervorgehoben werden.

Drei oder mehr dieser schwarzen Körperchen sind mir niemals bei Rana zu Gesicht gekommen.

Die Verbindungslinie dieser beiden schwarzen Körperchen wechselte stark in ihrer Beziehung zum Kern. Der Regel nach war dieselbe doch so, dass sie den Kern schneiden musste; rein senkrecht zur Kernkontur lag dieselbe in vielleicht der Hälfte der Fälle. Sehr oft, obwohl es nicht durch Zahlen belegbar ist, war aber die Linie, welche durch beide Körperchen ging, parallel zur Kernoberfläche.

Aus meinen Beobachtungen lässt sich in Bezug auf die Lage der schwarzen Körperchen zum Zell- oder Protoplasmamittelpunkt eigentlich nichts Bestimmtes schliessen. Sie wurden dem Kern an einer Seite, wo nur eine geringe Protoplasmaschicht vorhanden war, anliegend gesehen. In anderen Schnitten aber lagen die schwarzen Körperchen gerade an der Seite des Kernes, welcher die grösste Menge des in den Schnitt gefallenen Protoplasmas entsprach. Aber ebenso oft wurden die Körperchen in einer zwischen diesen beiden Äusserlichkeiten fallenden Lage gefunden.

Oben ist schon mehrfach darauf hingewiesen, dass das Protoplasma an einigen Zellen in beinahe ganzer Ausdehnung ziemlich homogen erschien, in anderen dagegen nur innerhalb des die Zelle umschliessenden Kranzes gröberer, dunkler tingierter Schollen.

Für einige dieser Zellen gilt dieses beinahe wörtlich. In denselben ist die Umgebung der schwarzen Körperchen in keinerlei Weise anders beschaffen, als der übrige Zellenleib. Nur ist hervorzuheben, dass die schwarzen Körperchen von

einem schmalen, hellen Hof umgeben sind. Solche Zellen sind in den Figg. 13, 17, 18, 20 und 21 abgebildet.

In anderen Zellen ist die Seite des Kernes, wo die Körperchen liegen, von etwas gröber granuliertem und dunkler tingiertem Protoplasma umgeben, welches hier eine beinahe halbmondförmige Anhäufung bildet, innerhalb welcher die beiden schwarz gefärbten Körperchen liegen (Fig. 16.)

Ungefähr die Hälfte der Zellen und besonders die grossen im Vorderhorn vorkommenden zeigen uns eine spezifische von der Umgebung verschiedene Protoplasmamasse um die schwarzen Körperchen herum. Ein kleiner ovaler oder runder Bezirk, der die Körperchen enthält, ist dunkler rot als das übrige Protoplasma gefärbt, was wohl der Hauptsache nach darauf zurückzuführen ist, dass dieselbe aus distinkt unterscheidbaren gröberen Körnern besteht. Zuweilen lagen in der äussersten begrenzenden Reihe besonders grosse Körner. Vom Kerne war dieser Protoplasmabezirk in den meisten Zellen durch eine schmale Schicht feinkörniges Protoplasma getrennt und lag derselbe dadurch ganz isoliert innerhalb der hellen Zellenmasse. Solche Zellen sind in den Figg. 14 und 19 abgebildet.

Zu den Seltenheiten gehören Bilder, wie sie die Figg. 11, 12 und 15 darstellen. Besonders von der letztgenannten Art habe ich nur einige wenige gesehen.

An denselben liegen die, in den Abbildungen zufällig einfach vorhandenen, schwarzen Körperchen ziemlich weit vom Kern entfernt, zuweilen (Fig. 11) innerhalb eines hellen Hofes. Was aber diese Zelle von den früher beschriebenen wesentlich unterscheidet, ist das Vorhandensein in Reihen geordneter gröberer Körnchen, welche Reihen vom hellen Hof, der die schwarzen Körperchen umgiebt, nach allen Seiten ausstrahlen.

Fig. 12 giebt ebenfalls eine mit derartigen ausstrahlenden Radien versehene Zelle wieder, nur mit dem Unterschied, dass das centrale schwarze Körperchen hier anstatt von einem hellen

Hofe von einer runden Anhäufung ähnlicher Mikrosomen umgeben ist, wie die Bestandteile der strahlenförmig ausgehenden Radien.

Auch in Zellen der Art, wie in Fig. 15 eine abgebildet ist, lässt sich ein System von Mikrosomenradien unterscheiden. Besonders fällt aber an diesen Zellen auf, dass zwei vom schwarzen Körpercentrum zum Kern tangential verlaufende gröbere Radien einen triangulären Raum einschliessen, welcher den hellsten Teil der Zelle bildet. Nehmen wir diesen hellen Sektor aus, so ist der entsprechende übrige Teil des Kreises durch gröbere Körner abgegrenzt und schliesst innerhalb seiner deutlich konzentrisch und radiär angeordnete Mikrosomen ein.

Tropidonotus natrix.

Das Material stammte von einem jungen Tier, welches stark abgemagert war. Den ganzen Winter war es um seinen regelmässigen Winterschlaf gekommen und in einem Terrarium alle zwei bis drei Wochen mit Fleischstücken gefüttert worden. Das herausgenommene Rückenmark hatte einen Querdurchmesser von ca. 1 mm, ein Umstand, auf welchen ich die grosse Übereinstimmung der verschiedenen Zellen in Bezug auf die von mir gesuchte Struktur zurückführe. Bei einem so dünnen Rückenmark muss die Fixierung selbstverständlich möglichst gleichmässig ausfallen.

Wie aus den Figuren 22—29 hervorgeht, war hier die Kernform ebenfalls nicht eine rein kugelige oder elipsoide. Querschnitte, welche für diese Form sprechen, lassen sich antreffen z. B. Figuren 26, 27 und 29. Dieselben dürfen aber nicht ohne weiteres der Beurteilung der Kernform zu Grunde gelegt werden, sondern erst müssen die übrigen Kernschnitte auch berücksichtigt werden. Aus diesen geht aber hervor, dass die

Kerne stets Dellen (Fig. 25), Abplattungen (Figg. 24 und 29) oder auch unregelmässige Einkerbungen (Fig. 22) besitzen. An den im ganzen relativ kleinen Zellen lässt sich in der Mehrzahl der Fälle nachweisen, dass diese von der vollständigen Kugel- oder Elipsoidform abweichende Seite des Kernes beinahe stets gegen eine grössere Protoplasmaanhäufung gerichtet ist. Zu bemerken ist allerdings, dass auch abweichende Beobachtungen gemacht werden.

Das Protoplasma der Vorderhornzellen ist ziemlich gleichförmig tingiert. Grössere oder kleinere dunkle Partien, welche dem Zellenleib eine wolkige Färbung verleihen könnten, kommen sehr selten zur Beobachtung. Dagegen kann manchmal der periphere Rand der Zellen eine dunklere Tingierung zeigen, obgleich dieses auch zu den Seltenheiten gehört.

Wird an den Schnitten, welche eine Dicke von mehr als 2,5 μ nicht besitzen dürfen, bei einer Schnittdicke von 3 μ werden schon viele Details undeutlich, die Entfärbung soweit getrieben, dass innerhalb der Kerne die Nukleolen beginnen ihre schwarze Farbe zu verlieren und im ganzen Kern also keine rein schwarze Körner mehr vorhanden sind, so finden sich immer noch in wechselnder Entfernung vom Kern 1 oder 2 scharf schwarz gefärbte Körperchen von minimaler Grösse. Zuweilen ist das einfach vorhandene Körperchen etwas grösser, zeigt dann aber keinen glatten Umriss, sondern macht mehr den Eindruck, als ob hier eine Verklumpung zweier Körperchen zu einem grösseren vorläge. Sehr selten sind diese schwarzen Körperchen etwas weiter von einander entfernt wie z. B. in Fig. 22.

Die Form dieser schwarzen Körperchen ist beinahe unbestimmbar infolge ihrer geringen Grösse, aus allen meinen Versuchen mir darüber Klarheit zu verschaffen, habe ich nur als Wahrscheinlichkeit gefunden, dass die Form eher etwas länglich, als rein rund wäre.

Verbindet man die schwarzen Körperchen durch eine Linie, so kann dieselbe mittelst ihrer Verlängerung den Kern schneiden, z. B. Figg. 22 und 27, ebenso oft tangiert sie denselben, z. B. Fig. 24 oder läuft gänzlich an dem demselben vorbei. Um diese schwarzen Körperchen herum ist stets eine farblose, ringförmige Umgebung zu finden, wenn auch manchmal nur eben angedeutet. Von dieser entspringen feine, aus Körnern zusammengesetzte Strahlen, welche sich verschieden weit verfolgen lassen und durch ihre etwas dunklere Färbung sehr zierliche Sterne bilden. Die Anzahl Strahlen, welche die verschiedenen Präparate zeigen, ist nicht immer die gleiche, mehr als sechs habe ich in diesen Zellen nicht angetroffen, von denselben treten gewöhnlich drei stärker hervor. Diese liegen dann ganz regelmässig verteilt. Von den anderen Strahlen wird eine ganz regelmässige Lage nicht immer innegehalten, sondern liegen zwei oft z. B. einander näher, als es eine vollständig regelmässige Sternform erforderte. Öfters schien es mir auch als ob die Zwischensubstanz ebenfalls zu feineren derartigen Strahlen angeordnet wäre. Da dieses aber nicht mit Entschiedenheit nachzuweisen war, habe ich in den Zeichnungen nur die Strahlen aufgenommen, die sich auf den ersten Blick präsentierten. Hierher gehören die Figg. 26 und 27.

Der gewöhnlichste Befund war aber der in den Figg. 25, 28 und 29 wiedergegebene. In diesen Zellen lagen die schwarzen Körperchen mit dem umgebenden minimalen farblosen Hof innerhalb einer grösseren hellrosa gefärbten Scheibe, die von einem aus dunkleren Körnern zusammengesetzten Ringe gegen das übrige Zellprotoplasma abgegrenzt war. Diese helle Scheibe verhielt sich in verschiedenen Zellen nicht stets in derselben Weise. So konnte dieselbe manchmal in kleineren grösser als in grösseren Zellschnitten sein. Zuweilen trat dieselbe dicht an den Kern heran (Figg. 28 und 29). Ein anderes Mal lag zwischen Kern und derselben ein relativ breiter etwas dunkler gefärbter Protoplasmastreifen (Fig. 25). Innerhalb desselben

wären aber die schon erwähnten Strahlen sehr deutlich sichtbar, infolge ihrer dunkleren Farbe. Dieselben lagen zuweilen hier ebenfalls regelmässig verteilt, zuweilen fanden sich aber auch zwei einander bedeutend genähert, z. B. Fig. 29. In diesen Zellen habe ich auch eine grössere Anzahl derselben gefunden. In Fig. 29 finden sich z. B. 7 Strahlen abgebildet; nach meinen Aufzeichnungen habe ich aber sogar 10 gerechnet. Diese höheren Zahlen sind aber sehr selten.

Was die Länge der Strahlen betrifft, so zeigen gut gelungene Präparate, dass dieselben sich in die Zelle hinein über den Körnerring hinaus strecken. Oft hören sie aber wenigstens scheinbar hier auf. Hervorzuheben ist noch, dass an Kernen, welche eine deutliche Abplattung oder sogar Halbmondform zeigen, diese helle Scheiben gerade der Delle oder Abplattung entsprechen, z. B. Figg. 25 und 28.

Manchmal scheint es, als ob eine entsprechende Struktur dem Kerne zu nahe gerückt und dadurch halb abgeschnitten wäre. Ein solches Bild giebt Fig. 24 wieder. Diese Zelle aber war dadurch noch interessant, dass hier zwei konzentrisch verlaufende Halbkreise beobachtet wurden.

Fig. 23 habe ich aus dem Grunde abbilden lassen, dass hier der Körnerring eine dreieckig verzogene Form hatte und und das Innere desselben beinahe dieselbe Färbung angenommen hatte, wie der übrige Zellenleib.

Bilder wie Fig. 22, in welchem ebenfalls die schwarzen Körperchen von einem in die Länge gezogenen Körnerring in einiger Entfernung umgeben sind, aber das Protoplasma keine Andeutung einer radiären Zeichnung zeigt, sind sehr selten.

Anguis fragilis.

Das von mir verwendete Material erhielt ich mitten im Winter von einem hiesigen Terrarienbesitzer. Das sonst wohl-

genährte Tier hatte kurz vorher seinem Namen Ehre gemacht und einen Teil seines Schwanzes verloren. Das Rückenmark war keinen Millimeter dick, liess sich aber dennoch schnell und leicht herauspräparieren und infolgedessen ausgezeichnet fixieren. Diesem letzteren Umstand ist es wohl zuzuschreiben, dass die Präparate in Bezug auf das von mir Gesuchte sehr regelmässige und übereinstimmende Befunde zeigten.

Was zuerst die Kernform betrifft, so lässt sich durch Beachten der aufeinander folgenden Schnitte leicht feststellen, dass dieselben keineswegs einer regelmässigen Kugel oder Elipsoid entspricht, meistens ist eine Seite abgeflacht, manchmal auch mit einer Delle versehen, zuweilen ist diese Seite des Kernes auch noch in höherem Grade unregelmässig wie z. B. in Fig. 30. Derartige Form ist jedoch nicht an allen Zellen zu finden, sondern am häufigsten an den grossen Vorderhornzellen. Was die Lage und Richtung dieser Kernabflachung betrifft, so ist es ziemlich die Regel, dieselbe gegen eine grössere Protoplasmamasse im Schnitte gerichtet zu finden. Bei der immerhin nicht allzu grossen Vorderhornzelle lässt es sich ohne zuviel Schwierigkeiten feststellen, dass gewöhnlich auch grosse Dendriten von derselben Seite ihren Ursprung nehmen. Der Beginn der Achsencylinder lässt sich leider bei der verwendeten Färbung nicht von Dendriten unterscheiden.

Wird die Entfärbung soweit getrieben, dass in den stark chromatophilen Zellen die Nukleolen nur noch eine braunrötliche Färbung besitzen, so lassen sich im Protoplasma, gewöhnlich ein Stück vom Kern entfernt, kleine tiefschwarze Körperchen in aller nur wünschenswerten Schärfe wahrnehmen. Dieselben sind ebenso oft einzeln im Schnitt, wie zu zweien anzutreffen und besitzen wohl meistens eine längliche Gestalt. Eine sie verbindende Linie kann den Kern schneiden oder auch gänzlich frei von demselben nur im Protoplasma verlaufen, z. B. Figg. 32 und 34.

Im allgemeinen ist das Protoplasma der Vorderhornzellen ziemlich gleichmässig tingiert. Einzelne etwas grössere Schollen können wohl manchmal vorkommen ohne jedoch so zahlreich zu sein, dass ein wirklich wolkiges Aussehen der Zellen hervorgebracht würde. Der einzige mehr bemerkenswerte Umstand in dieser Beziehung ist, dass ein deutlicher Unterschied in dem Aufnahmevermögen bei verschiedenen Zellen für die rote Vorfärbung besteht.

In einer Hinsicht herrscht dagegen grosse Übereinstimmung. Beinahe alle untersuchten Vorderhornzellen zeigen auf einem ihrer Schnitte einen helleren runden Fleck im Protoplasma, der ein wenig an Grösse in den verschiedenen Zellen wechselt. In der Mitte desselben treffen wir die oben beschriebenen schwarzen Körperchen an. In diesem Umstande ist vielleicht die Erklärung dafür zu finden, dass diese Körperchen mit so grosser Regelmässigkeit in diesen Zellen beobachtet worden sind. Hierzu trägt noch bei, dass um die schwarzen Körperchen herum gewöhnlich ein kleiner vollkommen farbloser Hof liegt.

Von der nächsten Umgebung der schwarzen Körperchen aus strahlen stets innerhalb des hellen runden Fleckes zahlreiche feine, aus Körnern zusammengesetzte Radien in das Protoplasma hinein und verleihen dem ganzen Gebilde eine auffallende zierliche Sternform. Oft sind diese Radien ein kleines Stück ausserhalb des den hellen Flecken begrenzenden Körnerringes noch zu verfolgen, immer gelingt dieses aber nicht. Hierzu trägt wohl bei, dass die Farbe der die Radien bildenden Mikrosomen mit der den Fleck umgebenden Protoplasmamasse die gleiche Färbung besitzt.

Die Anzahl der von mir vorgefundenen Strahlen wechselt. Weniger als vier habe ich nicht wahrgenommen, fünf und sechs ist die gewöhnlichste Zahl gewesen. Als Regel muss bezeichnet werden, dass sie in gleichen Abständen von einander verlaufen,

z. B. Figg. 31, 32 und 34. Bisweilen ist dieses aber nicht der Fall, sondern liegen einzelne einander näher (Figg. 30 und 33).

Innerhalb des Begrenzungsringes des hellen Fleckes kann noch ein zweiter kleinerer Mikrosomenring angetroffen werden (Fig. 32).

Selten sind Zellen, welche den hellen Fleck nicht zeigen, trotzdem aber deutliche von den schwarzen Körperchen entspringende Strahlen aufweisen (Fig. 35).

Testudo graeca.

Das dem eben getöteten Tiere entnommene Rückenmark wurde in kleine Stücke zerschnitten fixiert und muss als sehr gelungenes Material bezeichnet werden. Obwohl dasselbe einem älteren Tier entstammte, liessen sich in den Vorderhornzellen wie in den übrigen Nervenzellen keine geschwärzten Pigmentkörner nachweisen. Ohne Schwierigkeit wurde dasselbe in 2 μ dicke Schnittserien zerlegt.

Um die Kernform auch hier kurz zu berühren, ist hervorzuheben, dass dieselbe sich stark von einer runden oder ellipsoiden Bläschenform unterscheidet. Einzelne Kernschnitte wie in Figg. 36 und 38 können den Anschein einer solchen Kernform wohl erwecken, die übrigen Schnitte derselben Kerne weichen aber bedeutend von diesen regelmässigen Formen ab. Beispiele der beobachteten Variationen zeigen die Figg. 37, 39 40 und 41. Wie z. B. Fig. 37 zeigt, kann eine vorhandene Delle dicht unter der Zellperipherie liegen, obwohl gewöhnlicher zu finden ist, dass dieselbe sich gegen die grössere Protoplasmamenge der Zelle wendet.

An diesen Zellen zeigte sich, wenn die Entfärbung so weit getrieben war, dass der ganze Kern nur eine rote Farbe zeigte und höchstens in einer einzelnen Zelle des Schnittes noch ein

schwärzlicher Nukleolus vorhanden war, dass sehr häufig ein oder zwei äusserst kleine Körperchen im Protoplasma noch eine tief schwarze Färbung bewahrt hatten.

Wo zwei vorhanden waren, konnten dieselben so liegen, dass eine durch dieselben gelegte Linie, z. B. Fig. 40, den Kern schnitt, die Regel war dieses aber nicht.

Um die schwarzen Körperchen herum wurde regelmässig eine hellere Scheibe von runder Form angetroffen, welche sich durch kreisförmig geordnete, dunklere Körner von dem dunkler rot gefärbten übrigen Protoplasma abgrenzte.

Diese helle Scheibe trat oft auch sehr deutlich in Erscheinung, ohne dass es möglich war innerhalb derselben schwarze Körperchen zu entdecken. Dieses war besonders an einer Serie Schnitten oft der Fall, welche durch zwischengetretene Umstände länger als beabsichtigt der Einwirkung der Entfärbungsflüssigkeit ausgesetzt wurde.

Innerhalb dieser hellen Scheibe liessen sich immer einzelne Radien, von Körnern gebildet, auffinden, welche von den schwarzen Körperchen aus radiär zum begrenzenden Ring verliefen, um denselben auch zuweilen zu überschreiten (Fig. 36). Letzteres wurde jedoch nur selten beobachtet.

Die Zahlen der aufgefundenen Radien wechselten in weiten Grenzen. 3—5 waren die gewöhnlichen Beobachtungen.

Manchmal schien es, als ob die Strahlen um die schwarzen Körperchen herum mit ihren Anfangsteilen verschmolzen wären z. B. Fig. 38.

Die Lage dieser die Sternformen enthaltenden hellen Scheibe war in allen Zellen nicht die gleiche. Oft grenzte dieselbe direkt an den Kern, Figg. 36, 40 und 41, und konnte bei verschiedenen Einstellungen sogar den Anschein erwecken, als ob sie sich über den Kern hin verschöbe.

Die Mehrzahl der Zellen zeigte allerdings ein anderes Verhalten. An denselben lag dieselbe ziemlich weit vom Kern entfernt im Protoplasma (Figg. 36, 38 und 39).

Was das Zellprotoplasma sonst anbetrifft, so war dasselbe stets ziemlich feinkörnig oder eher noch homogen. Nur sehr selten liessen sich hier dunklere Randschollen auffinden.

Columba.

Als Material für die Untersuchung des Taubenrückenmarkes benutzte ich die Cervikalanschwellung und Lumbalanschwellung einer jungen und einer alten Taube. Das Schneiden derselben in 2 μ dünne Scheiben war mit mehr Schwierigkeiten verknüpft als bei allen anderen, von mir untersuchten Tieren, ohne dass es mir gelang, einen Grund dafür zu finden, da all mein Material in vollkommen übereinstimmender Weise behandelt wurde.

Im allgemeinen macht sich hier der Unterschied in der Chromatophilie, der ja an Rückenmarkszellen zu einer eigenen Litteratur geführt hat, nur wenig geltend. Auch die wolkige Beschaffenheit des Protoplasmas tritt nur selten so scharf hervor wie z. B. an Säugetierzellen. Gänzlich fehlt dieselbe jedoch nicht, Andeutungen derselben lassen sich auffinden z. B. Fig. 45, aber meistens ist doch das Protoplasma mehr oder weniger gleichmässig feinkörnig.

Die Kerne zeigen hier, wenigstens stets an einigen ihrer Schnitte eine mehr oder weniger tiefe Einkerbung oder Abplattung. Diese hält in Bezug auf die Protoplasmamasse der Zelle keine bestimmte Lage inne, zuweilen ist dieselbe bei excentrischer Lage des Kernes gegen die naheliegende Zellenwand gerichtet, zuweilen aber auch gegen die im Schnitt vorhandene grösste Anhäufung von Protoplasma.

Bei einer Differenzierung der Schnitte so weit, dass im Kern nur noch die Nukleolen eine ausgesprochen schwärzliche Farbe zeigten, gelang es im Protoplasma tief schwarz gefärbte Körperchen aufzufinden, welche im wahren Sinne des Wortes oft an der Grenze der Sichtbarkeit lagen. Wäre nicht die intensive Schwärzung derselben gewesen, so hätte ihre Kleinheit trotz der Schnittdünne dieselben nicht auffinden lassen. Nach meinen Notizen habe ich dieselben ebenso oft, einfach wie doppelt, angetroffen. Es war mir aber nicht möglich einen Entscheid zu treffen, ob dieselben von gleicher Grösse oder nicht waren. Ebenso kann ich mich nicht mit absoluter Sicherheit über ihre Form aussprechen, doch habe ich öfters den Eindruck erhalten, als ob der eine Diameter grösser als der darauf senkrechte wäre.

Die Richtung ihrer Verbindungslinie ist wechselnd. Sicher geht dieselbe ebenso oft am Kern vorbei, wie sie denselben schneidet und in letzterem Falle kann dieselbe sowohl durch das Kerncentrum wie durch die Kernperipherie verlaufen.

Charakteristisch für meine Präparate vom Taubenrückenmark ist, dass ich hier nie diese schwarzen Körperchen ohne umgebende Differenzierung des Protoplasmas gefunden habe. Allein von einem hellen Hof umgebene schwarze Körperchen waren so selten, dass ich beinahe stets geneigt war, solche Präparate nicht zu beachten, während ein solcher Befund an Vorderhornzellen anderer Tiere gar nicht selten war.

In ungefähr der Hälfte der von mir notierten Zellen waren die schwarzen Körperchen von einem Ringe oder Vieleck etwas dunkler gefärbter Körner eingeschlossen. Zwischen diesem Ringe und den schwarzen Körperchen war wohl meistens eine etwas zarter rötlich gefärbte Substanz vorhanden, Figg. 42 und 43. Es kamen aber auch solche Präparate zur Beobachtung, in welchen gerade dieser Teil des Protoplasmas eine etwas tiefere rötliche Färbung zeigte, als der übrige Zellenleib. In solchen

Fällen war aber die körnige Beschaffenheit desselben sehr deutlich ausgesprochen (Figg. 44 und 45).

In diesem differenzierten Protoplasma können die schwarzen Körperchen einander dicht anliegen (Fig. 44), oder auch durch einen grösseren Zwischenraum getrennt sein (Fig. 45).

Sehr viel mehr Details zeigen aber eine Reihe anderer Zellen. Dass dieses nur von Zufälligkeiten abhängt, geht wohl daraus hervor, dass wir Übergänge vorfinden. Zu diesen gehört z. B. die Zelle, nach welcher Fig. 46 gezeichnet wurde. In derselben fanden sich zwei einander teilweise deckende schwarze Körperchen, ziemlich nahe am Kern. Um dieselben herum lag ein kleiner Hof hellrot gefärbter Substanz, welche von einem polygonalen, aus dunkler rot gefärbten Körnern zusammengesetzten Kreis umgeben waren. Was dieselben aber besonders auszeichnete, war das Vorhandensein einiger von dem Körnerkreis ausstrahlender, etwas dunkler rot gefärbter Striche. Bei genauer Betrachtung liessen diese Strahlen sich in feine an einander gereihte Körner auflösen. In allen Richtungen liessen sich diese Strahlen aber hier nicht auffinden.

In letzterer Beziehung war eine andere Kategorie von Zellen günstiger. An denselben zeigte sich in der Nähe des Kernes ein runder, heller Fleck, dessen Grösse in keinem konstanten Verhältnis zur Zellengrösse zu stehen schien, obwohl ziemlich grosse Schwankungen seines Diameters beobachtet wurden. Gegen das dunklere umgebende Protoplasma erschien derselbe scharf abgesetzt. Eine differenzierte Begrenzungslinie war aber nicht nachweisbar.

Diese Zellen waren aber dadurch ausgezeichnet, dass von der nächsten Nähe der schwarzen Körperchen, welche die Mitte des hellen runden Fleckes einnehmen, eine Anzahl scharf hervortretender aus Körnern zusammengesetzter Strahlen entsprangen. Dieselben liessen sich oft noch ein Stück ausserhalb des runden hellen Gebildes verfolgen. Gewöhnlich war die

Anzahl dieser dunkleren Strahlen nur klein, 3 und 4 waren die am meisten vorgefundenen Zahlen. Auffallend war aber, dass auch bei Ausschluss einer jeglichen möglichen Autosuggestion durch Hinzuziehung anderer Beobachter eine von den schwarzen Körperchen ausgehende, äusserst feine, radiäre Streifung zwischen den Strahlen sich wahrnehmen liess. Diese ist aber in den entsprechenden Figg. 47 und 48 nicht aufgenommen.

Eine Stütze gewann letztere Beobachtung noch darin, dass zuweilen einige Zellen zahlreichere Strahlen aufweisen konnten. Eine solche Zelle ist in Fig. 49 wiedergegeben.

Sus scrofa.

Als Material für diesen Teil meiner Arbeit habe ich das Rückenmark eines Ferkels benutzt, welches einige Stunden nach der Geburt mir lebend geliefert wurde. Beinahe alle von mir untersuchten Präparate stammten von in Prikrinsäure-Sublimat fixierten Stücken, obwohl auch einfache Sublimatfixierung sehr gute Resultate lieferte, wenn die erwähnte Ammoniakbehandlung nur etwas länger ausgedehnt wurde. Da aber das in Pikrinsäure-Sublimat fixierte Rückenmark leichter und gleichmässiger in Serien von 2—3 μ Dicke zu zerlegen war, als die Stücke, welche in gesättigter Sublimatlösung allein fixiert waren, so zog ich ersteres Material vor.

Die Beizung mit der Eisenlösung wurde vielfach ebenso wie die nachfolgende Hämatoxylinfärbung auf je 48 Stunden ausgedehnt, weil die Entfärbung sonst so schnell verlief und bei einer grösseren Reihe gleichzeitig behandelter Objektgläser mit aufgeklebten Schnitten ungleichmässige Resultate ergab. Sonst war dieses Tier für die Darstellung der von mir gesuchten Gebilde recht günstig.

Das Protoplasma dieser Zellen, ich beziehe mich ausdrücklich nur auf die sog. motorischen Vorderhornzellen, zeigte stets

ziemlich zarte wolkige Färbung. Hiermit ist nicht zu verstehen, dass die Tingierung nicht dunkler gemacht werden konnte durch längere Einwirkung der Bordeaux-Vorfärbung, sondern mehr, dass bei gleich langer Einwirkung dieses Farbstoffes (Lösungsstärke und Einwirkungsdauer wurde bei allen verschiedenen Präparaten möglichst gleich gewählt) ein grösserer Teil des Protoplasmas untingiert verblieb. Teilweise war die Ursache auch darin zu suchen, dass die den Tigroidschollen entsprechenden dunkleren roten Klumpen, bei der von mir eingeschlagenen Vorbehandlung hier nicht mehr so kompakt erscheinen wie z. B. beim Hunde, sondern eine Anzahl dunklerer Körner zeigte, welche von einer leichter tingierten Grundsubstanz zusammengehalten waren. Die zwischen diesen Schollen liegende helle Zwischensubstanz war stets verhältnismässig breit.

Der Umriss der Zellen war immer sehr deutlich, allerdings wohl nur selten vollkommen glatt. In keinem meiner Präparate liess sich ein aus dunkler tingierten Schollen bestehender Randkranz nachweisen.

Für den Kern gilt auch hier das mehrfach Hervorgehobene. Derselbe zeigt niemals, wenn ich alle Serienschnitte einer und derselben Zelle durchgemustert habe, an allen Schnitten einen glatten runden oder ovalen Umriss. Stets findet sich wenigstens an einem der Schnitte eine Einbuchtung des Kernes. Diese kann flacher oder tiefer sein, z. B. Figg. 54 und 55. Ihre Lage der grössten Protoplasmamasse gegenüber als Regel tritt ziemlich deutlich hervor, wenn man die Mehrzahl der Zellen in Betracht zieht. Ganz regelmässig ist diese Lage nicht, denn ausgesprochene Ausnahmen kommen gar nicht selten vor.

Auf die Präparate, welche die Ammoniakbehandlung durchgemacht haben, sich zu beziehen, ist vielleicht nicht angebracht, ich will aber doch erwähnen, dass die Kernmembran, welche sich sonst als scharfe rote Linie kennzeichnet, am Orte der Einkerbung nicht deutlich hervortritt.

In den Dendriten und dem peripheren Teil der Ganglienzellen lässt sich wunderschön nach einfacher Bordeauxfärbung eine fibrilläre Struktur nachweisen. Dass dieselbe im Innern der Zelle verschwindet und an der Peripherie ein nicht allzulanges Verfolgen der einzelnen Fasern erlaubt, muss entschieden auf die Dünne der von mir untersuchten Schnitte zurückgeführt werden. In seltenen Fällen habe ich dieselben von einem Dendriten in den nächstliegenden verfolgen können.

Nach gut ausgeführter Färbung, genügen als Kriterien schon bei schwacher Vergrösserung sichtbare Merkmale, leichte Rosafärbung des Protoplasmas, isoliertes Auftreten eines grossen oder einiger kleiner schwarzer Nukleolen im Kern, ohne jegliche Schwärzung des Kerngerüstes, sieht man bei stärkster Vergrösserung gewöhnlich zwei kleine schwarze Körperchen dicht nebeneinander liegen.

Bei Anwendung der stärksten Apochromaten präsentieren sich diese schwarzen Körperchen als mehr oder weniger rundliche Gebilde, die wohl meistens in derselben Zelle von etwas verschiedener Grösse sind oder auch keine Differenzen in dieser Hinsicht nachweisen lassen. Gewöhnlich liegen dieselben durch einen deutlich wahrnehmbaren Zwischenraum von einander getrennt, es lassen sich aber Zellen antreffen, in welchen eine Trennung derselben mit vielen Schwierigkeiten verbunden ist.

Ein einzelnes schwarzes Körperchen habe ich so selten gesehen, dass ich die Wiedergabe eines solchen Zellschnittes für überflüssig hielt. Von der Möglichkeit abgesehen, dass die Körperchen bei der zufälligen Schnittrichtung sich decken könnten, war stets im Auge zu halten, dass dieselben oft nicht ganz dicht einander anlagen und daher eine Trennung derselben bei der Schnittführung im Bereich der Möglichkeit lag.

Die Lage dieses schwarzen Körperpaares im Verhältnis zum Kern wechselte in recht weiten Grenzen. In sehr vielen Fällen

lagen dieselben der Kernoberfläche so dicht an, dass erst ein genaues Erwägen aller Beobachtungen die Trennung von zufällig peripher verschobenen Nukleolen gestaltete. Solche Fälle habe ich absichtlich nicht abgebildet. Die scheinbar hierhergehörenden Figg. 57 und 58 geben gerade die ungünstigste, aber doch noch deutlich beweiskräftige Einstellung in den entsprechenden Schnitten wieder.

Auf einen Punkt, der von gewisser Bedeutung ist, will ich hier die Aufmerksamkeit richten, da ich denselben an diesen Präparaten besonders deutlich beobachtet habe. Wenn man die Entfärbung mit einer möglichst starken Vergrösserung an zufällig günstig gewählten Zellen verfolgt, so hat man Gelegenheit zu sehen, dass die später lange Zeit der gänzlichen Entfärbung widerstehenden schwarzen Körperchen anfangs eine bedeutend grössere Gestalt haben, zusammenhängen und erst allmählich durch eine konzentrische Verkleinerung ihr definitives Grössenmass erreichen.

Während dieser unter dem Auge vorschreitenden Verkleinerung des Körpers sieht man zu gewissen Zeiten, wenn die beiden Körperchen gerade von einander getrennt worden sind, dass eine schmale Verbindungsbrücke zwischen denselben noch besteht, während die nächste Umgebung schon völlig entfärbt ist. Ein solches Stadium ist in Fig. 55 abgebildet.

So weit meine Notizen reichen, gehören Fälle wie Fig. 59 zu den Ausnahmen. Meistens lag die Verbindungslinie der beiden schwarzen Körperchen nicht senkrecht zum Kern, sondern der Kernoberfläche mehr oder weniger parallel. Dass dieselbe hierbei dennoch nicht stets am Kern vorbeistreifen musste, sondern ihn, wenn auch erst in einem folgenden Schnitte, treffen konnte, geht wohl zur Genüge aus den gegebenen Abbildungen hervor, die ja doch mehr oder weniger Projektionen in eine Fläche räumlicher Beobachtungen darstellen.

Oben wurde die Form der schwarzen Körperchen als annähernd rundlich bezeichnet. Diese für das kleinere derselben wohl gültige Bezeichnung, darf für das grössere doch nicht allzu genau genommen werden. Ich glaube im Gegenteil, mich vollkommen auf den Boden beobachteter Verhältnisse stellen zu können, wenn ich hervorhebe, dass dieselben stets in einer Richtung einen grösseren Diameter als in der dazu winkelrechten besitzen.

Das diesen Körpern zunächst liegende Protoplasma wechselte ein wenig, doch muss betont werden, dass nur sehr selten eine spezifische Struktur fehlte und man von wirklich nackten Körperchen reden konnte. Zu diesen Fällen gehören die Figg. 50 und 54. Hier sieht man um die beiden kleinen dicht nebeneinander liegenden schwarzen Körperchen nur einen hellen Hof und dann das wolkige Protoplasma. In letzterem ist hier gar keine Struktur zu entdecken, die in irgend welchem Punkte von der sonst in der Zelle gefundenen abwiche. Im Vergleich zu der ganzen Anzahl geprüfter Zellen bildet diese Zellgruppe nur einen kleinen Bruchteil.

Das gewöhnliche Verhalten zeigen die Figg. 51, 55, 56, 57, 58 und 59. Die kleinen paarigen schwarzen Körperchen liegen, von einem allerdings oft kaum wahrnehmbaren hellen Ring umgeben innerhalb einer dunkler gefärbten und grobkörnigen Protoplasmaanhäufung. Diese wechselt in ihrer Form, ist zuweilen eckig, Figg. 51 und 55, gewöhnlich aber oval, wenn die Körper ein Stück vom Kern entfernt liegen, Figg. 56 und 59. Wenn die Lage der Körperchen dicht am Kern ist, wird ein Stück der sonst gleiche Form zeigenden Protoplasmamasse vom Kernrand sozusagen abgeschnitten, so dass mehr die Form eines elliptischen Segmentes resultiert (Figg. 58 und 57).

Die Begrenzung dieser Protoplasmaanhäufung ist sehr deutlich markiert und besteht aus einer meistens einfachen Reihe etwas grösserer Granula.

Der Regel nach liegen diese rundlichen oder eckigen, die schwarzen Körperchen enthaltenden Gebilde frei innerhalb des Protoplasmas, dieses in dem Sinne, dass die Umgebung den bei dieser Methode gewöhnlichen wolkigen Charakter zeigt. Abweichungen können vorkommen und habe ich eine solche unter meine Abbildungen aufgenommen.

Fig. 56 zeigt ein wohlbegrenztes ovales Gebilde mit zwei ziemlich winzigen, etwas entfernt von einander liegenden schwarzen Körperchen, das von einer recht grossen Anhäufung körnigen Protoplasmas umgeben ist. Die Körnelung ist von gleicher Grösse und Färbungsintensität wie innerhalb des ovalen abgegrenzten Gebietes. Im übrigen Teil der Zelle tritt aber die wolkige Beschaffenheit des Protoplasmas voll in Erscheinung.

In einer dritten Kategorie von Zellen haben wir es scheinbar wieder mit den schon beschriebenen nackten Körperchen zu thun. Hier fehlt eine jede begrenzte Anhäufung körnigen Protoplasmas um den hellen Hof, der die schwarzen Körperchen umgiebt. Statt dessen tritt eine andere Struktur sehr scharf und deutlich hervor, wenn auch nur in kleinen Bruchstücken, wohl infolge der Dünne der Schnitte und Grösse der Zellen, in Erscheinung. Von dem hellen Hof des einen Körperchens aus, manchmal auch von Beiden entspringen lange Reihen von dunkler tingierten relativ grossen Mikrosomen. In beinahe allen Fällen lassen sich einzelne dieser Radien bis an den Kern heran verfolgen, am deutlichsten aber immer in den Präparaten, wo eine Einkerbung des Kernumrisses gerade den schwarzen Körperchen gegenüber liegt, z. B. Fig. 52. Aber auch wenn eine solche Delle der Kernoberfläche nicht hier vorhanden ist, z. B. Fig. 53, so tritt dennoch stets ein Mikrosomenradius an den Kern heran oder ist wenigstens ein Bruchstück davon aufzufinden.

Oben wurde schon gesagt, dass diese Mikrosomenreihen von dem einen oder von beiden hellen Höfen entspringen

können. An diesen Präparaten bildeten nämlich die Höfe keine zusammenhängende Figur, sondern schienen getrennt zu sein. Ich will letzteres nicht allzu sicher behaupten, da die wolkige Anordnung des tingierten Protoplasmas zu Täuschungen Veranlassung geben kann. Jedenfalls schien es mir z. B. in der Zelle, welche als Vorlage für Fig. 52 diente, als ob die Höfe auf ein Minimum reduziert wären und gewöhnliches Protoplasma zwischen dieselben zu beobachten wäre.

In Fig. 53 gehen dagegen die Mikrosomenradien von beiden Körperchen aus ab, wenn auch nur ein kleines Bruchstück des einen zur Beobachtung gelangte. Eine vollkommen ausgebildete Sternform habe ich an diesen Zellen nie beobachtet, wenn auch zahlreichere dann aber kürzere Radienstücke gesehen worden sind.

Ovis aries.

Von diesem Tier erhielt ich ebenfalls ein sehr junges Material. Es gelang ein Lämmchen zu beschaffen, welches nur wenige Stunden alt war, sodass das Rückenmark 8 Stunden nach der Geburt, dem eben getöteten Tiere entnommen, fixiert werden konnte. Die Schnittdicke war 2,5 μ.

Die nach der angegebenen Methode behandelten Zellen zeigten auf Schnitten ein sehr wechselndes Aussehen. Wir treffen nicht nur verschiedene Grade von Chromatophilie an, die sich besonders dadurch kennzeichnen, dass zwischen den roten Schollen, welche der Zelle ein wolkiges Aussehen verleihen, breite farblose Zwischenräume liegen, oder dass letztere auf ein Minimum reduziert sind, sondern finden auch Zellen vor, die eine beinahe gänzlich homogene Beschaffenheit des Protoplasmas zeigen. An allen diesen Zellen lässt sich keine periphere Partie von einer centralen abgrenzen, der Bau des Zellenleibes scheint

in der erwähnten Beziehung bis an den äussersten Rand der gleiche zu sein.

Die Kerne sind stets, wenigstens an einigen Schnitten, mit deutlichen Einbuchtungen, zuweilen aber auch nur mit Fältelungen ihrer Membran ausgestattet. Glatt ovale oder runde Konturen fehlen.

Die Lage der Kerne ist meistens excentrisch, soweit sich dieses ohne ein in Rechnung führen der Dendriten beurteilen lässt. Ein bestimmtes Verhältnis der Kernabplattung oder Kerndelle zu der Hauptmasse des Zellenleibes lässt sich keineswegs nachweisen. Diese kann sowohl gegen den naheliegenden Rand der Zelle gerichtet sein, wie auch gegen die grösste in den Schnitt gefallene Protoplasmamenge.

Wenn die Entfärbung der Schnitte nach der Eisenhämatoxylinfärbung so weit gediehen ist, dass nur noch im Kern der Nukleolus seine schwarze Färbung beibehalten hat, die übrigen Chromatinkörnchen aber entfärbt sind, ein Zustand, welcher leider nicht für alle Zellen zu gleicher Zeit eintritt, so lassen sich sehr oft ausserhalb des Kernes winzige schwarze Körperchen nachweisen. Diese Körperchen finden sich entweder einzeln oder des öfteren zu zweien in demselben Schnitt vor.

Verbindet man die zu zweien vorkommenden Körperchen mit einer Linie, so ist es leicht nachzuweisen, dass diese Linie in Bezug auf den Kern variiert. In Fig. 50 schneidet dieselbe den Kern beinahe in der Mitte, in Fig. 65 würde dieselbe eben am Kern vorbeilaufen, in Fig. 64 weit vom Kern entfernt liegen, in Fig. 64 denselben wieder berühren.

Die Form der schwarzen Körperchen ist wohl meistens etwas länglich. Deutlich tritt dieses aber nur selten hervor, wenn z. B. die Lage denselben so günstig ist wie in Fig. 65.

Ihre Grösse ist wohl stets verschieden, Figg. 64 und 65, obgleich auch dieses sich nicht stets strikte nachweisen lässt.

Um dieselben herum ist stets eine verschieden komplizierte Differenzierung des Protoplasmas vorhanden. Den geringsten Grad zeigt Fig. 67. Hier liegen die beiden schwarzen Körperchen etwas von einander entfernt, aber um jeden herum trifft man doch einen eben bemerkbaren hellen Ring.

Dieser ist bedeutend grösser und schärfer in Zellen, wie sie die Figg. 62 und 63 zeigen.

Die schwarzen Körperchen, welche wenigstens diese sie auszeichnende Eigenschaft besitzen, auf andere komme ich später zurück, nehmen im Verhältnis zum Kern sehr verschiedene Lagen ein. Wir können sie dicht am Kern liegend antreffen (Figg. 60, 61, 62 und 67), in anderen Fällen aber etwas weiter von demselben entfernt (Figg. 64 und 65). Gar nicht selten ist es aber, dass dieselben auf bedeutend weiteren Abständen aufgefunden werden, zuweilen sogar in Schnitten, die nicht die geringste Spur des Kernes mehr zeigen (Fig. 63 und 66).

Liegen diese schwarzen Körperchen dicht am Kern, so gehört es zu den Seltenheiten, sie nur von einem kleineren oder grösseren hellen Hof allein umgeben zu finden, wie z. B. in den Figg. 62 und 67.

Sehr häufig angetroffene Strukturbilder zeigen die Figg. 60 und 61. Gemeinsam für dieselben ist, dass um die schwarzen Körperchen herum eine von der Umgebung abweichende, entweder hellere oder mehr körnige Protoplasmamasse, welche gegen den übrigen Zellenleib scharf abgesetzt ist, erscheint. Diese Abgrenzung kann in ihren Details wechseln. Zuweilen ist ein etwas gröberer gekörnter Streifen hier sichtbar, Fig. 61, in anderen Fällen fehlt derselbe und nur eine plötzlich einsetzende tiefere rote Farbe kündigt dieselbe an. Diese beiden Formen trifft man am häufigsten in Zellen an, die keine wolkige Beschaffenheit des Protoplasmas besitzen.

In anderen Zellen zeigt aber die Umgebung der schwarzen Körperchen eine viel reichere Struktur. Sehr häufig sind Zellen,

wie Fig. 62 eine wiedergiebt. An denselben liegen die schwarzen Körperchen innerhalb eines hellen Hofes an der Spitze eines dunkleren Kegels, dessen Basis mit der entsprechenden Kernoberfläche zusammenfällt. Die äussere Begrenzung dieses Kegels besteht aus feinen Körnchen, welche eine scharf hervortretende Linie bilden. Zwischen denselben finden sich ebenfalls Körnchen, deren Lagerung auch darauf hinweist, dass dieselben Reihen bilden, welche gegen die Spitze des Kegels die schwarzen Körperchen konvergieren. Um den Kegel herum zeigt das Protoplasma die sonst in der Zelle beobachtete Beschaffenheit.

Zellen, wie in den Figg. 65 und 66 abgebildet worden sind, gehören jedenfalls zu den interessantesten, die hier beobachtet wurden. Besonders muss ich den in Fig. 65 wiedergegebenen Typus hervorheben.

In diesen Zellen finden wir nicht allein die schwarzen Körperchen scharf und distinkt hervortretend, sondern finden auch eine äusserst scharfe und charakteristische Protoplasmastruktur um dieselben herum. Ich verstehe hier nicht nur den hellen Hof unter dieser Bezeichnung, sondern die in der Umgebung liegenden Gebilde. Unter diesen fällt in erster Hand eine sich gegen die schwarzen Körperchen zu verschmälernde Masse gröberer Körner auf, welche breit vom Kernumfang entspringt. Dieselbe lässt keine besondere Anordnung der sie zusammensetzenden Körnchen erkennen. Bemerkenswert ist nur, dass diese Körnchenmasse stets einer ziemlich scharfen Einbuchtung der Kernmembran entspricht.

Was aber diese Zellen besonders auffällig macht, ist das Entspringen dunkler deutlicher Strahlen vom hellen, die schwarzen Körperchen umgebenden Hof aus. Diese lassen deutlich eine Zusammensetzung aus aneinander gereihten Körnern erkennen. Eine vollkommen ausgebildete Strahlenfigur habe ich nicht gefunden, aber wohl die vorhandenen Strahlen dichter oder entfernter von einander liegend. So zeigt z. B. Fig. 65 zwei

Strahlen nahe aneinander und zwei, die durch grössere Sektoren von einander getrennt sind. Hervorheben will ich aber, dass, wenn ich die verschiedenen Präparate kombiniere und hierbei z. B. die Präparate so anordne, dass die Kernschnitte aufeinander fallen oder wenigsens in derselben Richtung von den schwarzen Körperchen liegen, die beobachteten Strahlen eine vollkommene Sternfigur bilden, deren Mittelpunkt aus den schwarzen Körperchen besteht.

Strahlenfiguren, wie Fig. 66 sie darstellen, lassen sich gar nicht so selten auffinden. Diese Abbildung ist nur gewählt, um zu zeigen, dass dieselben so weit vom Kern entfernt liegen können, dass auch nicht das kleinste Segment desselben mehr in den Schnitt zu fallen braucht. Auch in diesen Fällen ist es nicht schwer nachzuweisen, dass die Strahlen aus Körnern zusammengesetzt sind.

Bos taurus.

Das Rückenmark eines 10 Stunden vor der Fixierung geborenen Kalbes diente zu diesen Untersuchungen der grossen Vorderhornzellen, die mit vielen Schwierigkeiten verknüpft war. Diese lagen besonders darin, dass bei der Dünne der Schnitte eine jede Zelle auf sehr viele dieser verteilt wurde und so, trotz Untersuchung sehr vieler Schnitte immerhin leicht ein Teil einer Zelle der Untersuchung entgehen konnte. Trotzdem habe ich hier eine Reihe sehr schöner Präparate bei einer Schnittdicke von 3 μ erhalten.

Um hier zuerst die Beschaffenheit der Kerne zu berühren, so zeigt ein Blick auf die beigefügten Abbildungen, dass der Umkreis derselben hier nicht für die Annahme einer rein runden oder elipsoiden Form spricht. Verhältnismässig oft habe ich in aufeinander folgenden Schnitten gefunden, dass der eine Kernschnitt eine ganz glatte Kontur zeigte, der folgende aber eine

gefältelte. Es fällt schwer, dieses als Schrumpfungen zu deuten und zwar mit Bezug auf die Dünne der Schnitte und der vollkommen gleichartigen Behandlung derselben. Sehr oft ist auch eine Abplattung oder Einbuchtung des Kernumfanges gesehen worden.

Ob sich diese Kernabplattungen oder -dellen aber regelmässig gegen die grösste Protoplasmaanhäufung der Zelle richten, ist sehr schwer zu entscheiden. Ich habe nicht diese Ansicht gewonnen, sondern bin mehr geneigt anzunehmen, dass keine Regelmässigkeit des excentrisch liegenden Kernes hierin vorliegt.

Das Protoplasma der Zellen zeigt meistens eine deutlich ausgesprochene wolkige Beschaffenheit. Je nach dem Grade der Chromatophilie der Zellen ist die Zwischensubstanz der dunklen Schollen gänzlich farblos oder leicht tingiert. In ihrer sonstigen Struktur ist aber kein Unterschied zu entdecken.

Die Begrenzung der Zellen ist stets scharf und zeigt der periphere Teil genau die gleiche Beschaffenheit wie der centrale. Sehr hübsch liess sich hier das Vorhandensein kurzer Fäserchen beobachten. Zuweilen gelang es auch, einzelne längere Fibrillen im Schnitt aufzufinden.

Was nun die von mir besonders gesuchten Strukturen anbetrifft, so zeigen dieselben sich in den verschiedenen Zellen ein wenig wechselnd, überall sind ihnen aber gewisse gemeinsame Kennzeichen eigen.

Fig. 68 zeigt eine sehr gewöhnliche Form. Ziemlich dicht am Kern findet sich ein kleiner heller Fleck im Protoplasma. Derselbe ist von einer runden oder etwas eckigen Kontur umgeben, welche eine dunkle rote Tinktion zeigt und sehr scharf hervortritt. Auch gegen die ebenfalls rote Umgebung ist dieselbe scharf abgesetzt. Manchmal lässt sich innerhalb derselben eine rötliche Färbung eines Teiles des abgegrenzten hellen Fleckes antreffen, wie gerade in Fig. 68, sehr oft ist dieser aber auch vollkommen farblos. Wenn die Kontur eckiger erscheint, so

beruht dieses meistens wohl darauf, dass von den als Ecken sich darstellenden Teilen kurze Ausläufer entspringen, welche ebenso wie die Kontur selber sich in Körner auflösen lassen.

Innerhalb dieses Gebildes stossen wir stets auf schwarze Körperchen. Meistens sind zwei, aber dann von sehr verschiedener Grösse hier anzutreffen. Nur selten wurde ein einzelnes angetroffen. Die Verbindungslinie dieser schwarzen Körperchen lief meistens dem Kernumriss parallel.

Einen ebenfalls gar nicht seltenen Befund habe ich in Fig. 69 wiedergeben lassen. Hier treffen wir keine besondere rote Struktur an, aber wohl dicht neben dem Kern zwei bisweilen zusammenhängende, bisweilen auch gänzlich getrennte farblose Höfe. Die Begrenzung derselben ist sehr scharf ausgesprochen, beinahe linienförmig, lässt sich aber auch in feine Granula auflösen. Innerhalb eines jeden dieser hellen Flecke liegt ein scharf tingiertes schwarzes Körperchen. Diese zeigen gewöhnlich beinahe die gleiche Grösse. Eine dieselben verbindende Linie schneidet stets den Kern, obwohl oft ganz peripher.

Sehr viel interessanter sind aber die Bilder, welche eine andere Kategorie von Zellen zeigt. Repräsentanten derselben sind in den Figg. 70, 71, 72, 73 und 74 abgebildet. Ein gemeinsames Merkmal dieser Zellen ist, dass die schwarzen Körperchen ein Stückchen vom Kern entfernt liegen. Dieselben treten in den Schnitten gar nicht zu selten einfach auf. Ich habe aber aus einigen günstigen Fällen mir die ziemlich sichere Ansicht bilden können, dass dennoch zwei in der Zelle vorhanden waren, obgleich das zweite erst im folgenden Schnitt in Erscheinung trat. In den Figg. 71 und 74 sind aber Schnitte abgebildet, die deutlich das Vorhandensein dreier verschieden grosser Körperchen zeigen.

Um die schwarzen Körperchen herum treffen wir stets auf einen kleinen oder grösseren vollkommen farblosen Kreis. Der

Grösse nach kann derselbe mehr oder weniger deutlich hervortreten, gänzlich vermisst wird derselbe niemals.

Dass ich diese Zellen zu einer gemeinsamen Beschreibung zusammenfasse, beruht weniger auf der Übereinstimmung, welche hier in Bezug auf die Lage der schwarzen Körperchen herrscht, als vielmehr auf folgende interessante Beobachtung.

Von dem hellen Hof, der die schwarzen Körperchen umgiebt, nehmen deutlich ausgebildete und sofort auffallende divergierende rote Striche ihren Ursprung. Die Länge derselben ist sehr verschieden. Ebenso zeigen verschiedene Zellen eine grosse Variabilität in der Anzahl. Bis neun sind gezählt worden, wo die Verhältnisse sehr günstig lagen, oft wurden auch nur drei oder vier gefunden.

Für gewöhnlich zeigen diese divergierenden Striche, so weit sie sich verfolgen lassen, einen geradlinigen Verlauf, nur wo sie an den Kern herantreten, ist der Entscheid nicht immer möglich, ob sie hier aufhören oder sich der Kernmembran anschmiegen. Bogenförmiger oder geschlängelter Verlauf, wie Fig. 70 zeigt, gehört zu den Ausnahmen.

Wo die Anzahl dieser Strahlen nur gering ist, liegen dieselben meistens symmetrisch, sodass zwischen ihnen ziemlich gleich grosse Sektoren sich befinden. Stets ist dieses aber nicht der Fall, es ist beobachtet worden, dass zwei oder drei derselben einander dicht anliegen können. Die Figg. 70, 72, 73 und 74 zeigen alle ersteren Befund.

In Fig. 71, welche zu den schönsten von mir beobachteten gehört, finden wir aber sowohl einander anliegende, wie von einander entfernter liegende Strahlen.

Zwischen den radiären Strahlen zeigt das Protoplasma nicht immer eine gleiche Beschaffenheit. Oftmals lässt sich hier keine Abweichung von dem übrigen Zellenleib nachweisen. Wir finden hier die gleiche wolkige Beschaffenheit wie ringsherum. In anderen Fällen ist das Protoplasma aber hier viel heller. Am

meisten wurde aber die Beobachtung gemacht, dass hier ein gleichmässigerer und etwas dunklerer Ton vorherrscht und dieser besonders zwischen den Radien, welche auf den Kern zulaufen. In einigen günstigen Präparaten ist auch deutlich hier eine feinkörnige Substanz beobachtet, wobei die Grundsubstanz, in welche die Körner eingebettet lagen, einen hellen Farbton zeigte.

Eine etwas schwierig zu entscheidende Frage war die nach dem feineren Bau der beobachteten Strahlen. Dieselben müssen aber doch wohl aus in Reihen geordneten Körnern bestehen, wie sie auch gezeichnet worden sind. Unter einander scheinen diese Körner durch eine blasser gefärbte Substanz verbunden zu sein.

Fig. 72 erfordert noch eine gesonderte Beschreibung. Wie die Abbildung zeigt, waren an dem entsprechenden Präparat nicht nur vom hellen Hof entstrahlende Radien zu beobachten, sondern ausserdem noch zwei konzentrische Kreise. Derartig gelungene Präparate sind mir aber nur selten vorgekommen

In den kleineren Vorderhornzellen, von welchen Fig. 75 eine abbildet, war der gewöhnliche Befund der, dass in der Nähe einer grösseren Einbuchtung des Kernes ein oder zwei schwarze Körperchen lagen. Um dieselben war der helle Hof nicht sehr deutlich. Eine feinere Struktur um dieselben herum habe ich nicht finden können, aber stets zeigte sich das Zellprotoplasma hier etwas dunkler tingiert und deutlicher körnig als in dem übrigen Zellenleib.

Die Figg. 76 und 77 zeigen uns ein gänzlich abweichendes Verhalten. In denselben liegen je zwei schwarz gefärbte Körperchen weit vom Kern entfernt. In Fig. 76 sind beide von einem hellen Hof umgeben, in Fig. 77 nur das eine, während das zweite von besonders körnigem Protoplasma umgeben ist, welches sich scharf von der Umgebung abhebt.

In beiden Präparaten war die Entfärbung so weit getrieben gewesen, dass die Nukleolen nur noch eine graue Färbung zeigten, während die betreffenden Körperchen noch eine rein

schwarze Färbung zeigten. In einem Falle ist es mir sogar gelungen, die Nukleolen gänzlich zu entfärben und trotzdem diese ebenfalls vorhandenen Körperchen noch rein schwarz vorzufinden. Hervorgehoben muss noch werden, dass in diesen Präparaten nie eine Andeutung von Strahlen wahrgenommen wurde.

Später habe ich noch das Rückenmark eines älteren Tieres untersucht. Übereinstimmende Bilder liessen sich auffinden, waren aber leider durch kleine sich schwärzende Pigmentkörner viel zu wenig entscheidend, sodass ich von einer Beschreibung derselben lieber gänzlich absehen will.

Homo.

Für diese Untersuchung habe ich sowohl das 3 Stunden nach dem Tode infolge eines Darmleidens fixierte Rückenmark eines 6 Monate alten Kindes, wie das Rückenmark eines ca. 40 Jahre alten Mannes, das 5 Stunden nach dem Tode infolge von Botriocephalusanämie fixiert wurde, verwandt. Infolge des relativ langen Intervalles zwischen Tod und Fixierung stellen sich selbstverständlich die Zellstrukturen keineswegs mehr so klar dar, wie an dem übrigen Material, welches sofort lebenswarm fixiert wurde.

Über die Kernform will ich kurz bemerken, dass dieselbe Einbuchtungen konstant zeigt und dass dieselben bei der meistens excentrischen Lage des Kernes keineswegs stets gegen die Hauptmasse des Protoplasmas gerichtet liegen.

Innerhalb des Protoplasmas, mit wenigen Ausnahmen ziemlich weit vom Kern entfernt, finden sich schwarze winzige Körperchen vor, die sowohl doppelt wie einfach sein können. Gewöhnlich ist das eine deutlich kleiner, wenn paarige Körperchen vorhanden sind. Eine durch die doppelten schwarzen Körperchen gelegte Linie kann im Verhältnis zum Kern jede

Richtung einnehmen, denselben schneiden, tangieren oder ganz frei verlaufen.

In den kleineren Zellen lässt sich sehr oft eine deutliche radiäre Figur wahrnehmen, deren Mittelpunkt die schwarzen Körperchen bilden und von deren nächster Umgebung die aus Körnern bestehenden Strahlen ihren Ursprung nehmen. Auf nicht allzu grossem Abstand vom Centrum verläuft ein deutlicher aus Körnern zusammengesetzter Ring, der gewöhnlich die radiäre Figur gegen die Umgebung abgrenzt. (Fig. 78.)

An den grossen Vorderhornzellen ist diese radiäre Figur nur undeutlich zu erkennen. Andeutungen finden sich in vielen Fällen (Figg. 79 und 80). Dagegen ist es aber gar nicht selten, dass die schwarzen Körperchen auch beinahe frei im Protoplasma iegen (Fig. 81) und nur von einem hellen Hof umgeben sind.

An den Zellen des ca. 40 Jahre alten Mannes trat ein Umstand auf, der anfangs die ganze Untersuchung zu gefährden schien. Dieser bestand darin, dass sich die Pigmentschollen mit Eisenhämatoxylin färbten. Durch vorsichtige Überwachung der Differenzierung lässt sich aber ein Entfärbungsgrad erzielen, in welchem die Pigmentschollen alle grau werden. In dieser Zeit finden sich aber noch oft rein schwarze Körperchen entweder einfach oder doppelt in der Zelle vor, die ganz, mit den eben vom 6 Monate alten Rückenmark beschriebenen, übereinstimmen. Besonders wichtig erscheint mir neben der Färbung, dass um dieselben herum ein heller Hof liegt und zuweilen ein besonderes differenziertes Protoplasma.

Die Figuren 82, 83 und 84 bieten Beispiele der hier beobachteten Zellen. In Fig. 82 finden wir innerhalb einer Anhäufung dunkel tingierten körnigen Protoplasmas zwei kleine Körperchen, welche ziemlich dicht neben einander liegen. Dieselben sind tiefschwarz und unterscheiden sich leicht von dem einzelnen grau gefärbten Pigmentkorn, welches im selben Schnitte liegt.

Fig. 83 giebt eine der wenigen Zellen dieses Materiales wieder, die deutlich ausgebildete Strahlungen zeigen. Von dem tiefschwarzen, hier relativ grossen einfachen Körperchen (möglicherweise eine Verklumpungsfigur zweier Radien) strahlen drei Radien aus.

In Fig. 84 sehen wir den gewöhnlichen Befund an meinem Material. Hier liegt ziemlich weit vom Kern entfernt ein scharf tingiertes Körperpaar, dessen Schwärze noch dadurch mehr hervorgehoben wird, dass ein heller farbloser Hof dasselbe von dem übrigen gleichmässig rot gefärbten Protoplasma trennt. Die grauen Pigmentkörner lassen sich leicht durch ihre hellere Färbung als solche erkennen.

Kernform.

In einer früheren Arbeit[1]) habe ich darauf hingewiesen, dass, wenn man alle Schnitte durch den Kern der Spinalganglienzellen und Freudschen Zellen des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis beachtet, stets findet, dass bedeutende Abweichungen von der landläufig als rund oder ellipsoid angenommenen Kernform vorhanden sind und zwar dass dieses konstant nachzuweisen ist. Auch für die übrigen Nervenzellen des Rückenmarkes dieses Tieres war diese Beobachtung gültig. Diesem Punkt war eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden, weil kurz vorher Holmgren[2]) an den Kernen der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius ähnliche Formen gefunden hatte und dieselben im Sinne einer periodischen Kernveränderung deuten wollte, die in einem Zusammenhang mit der Ernährung stände.

[1]) Kolster, Studien über das centrale Nervensystem. II. Zur Kenntnis der Nervenzellen von Petromyzon fluviatilis. Acta societatis scientiarum Fennicae. T. XXIX. Nr. 2, 1900.

[2]) Holmgren, Zur Kenntnis d. Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius. Anat. Hefte. Nr. 38.

Im Laufe vorliegender Untersuchung habe ich auch der Kernform Beachtung geschenkt und mir die auf den einander folgenden Serienschnitten derselben Zelle beobachteten Kernschnitten aufgezeichnet. Das Ergebnis dieser Untersuchungen habe ich auch in die vorhergehenden Beschreibungen aufgenommen. Nach denselben sind wir berechtigt anzunehmen, dass eine glatte runde oder ellipsoide Bläschenform den Kernen der Nervenzellen des Vorderhornes überhaupt nicht zukommt. Dieselben können Abflachungen, Einbuchtungen, kleine eckige Vorsprünge oder auch gelappte Formen zeigen, ohne dass sich Anhaltsgründe für die Annahme einer cyklisch vor sich gehenden Veränderung der Kernform finden lassen.

In erster Hand fällt es schwer, sich einen Ausgangspunkt für eine solche Veränderung aus den beobachteten Kernformen herauszusuchen. Eine glatte Oberfläche habe ich an keinem einzigen der vielen genau auf diesen Punkt untersuchten Kerne vorgefunden und unter den vielen beobachteten Variationen der Kernform war keine einzige so konstant, dass dieselbe als Ruheform hätte gelten können. Dass aber nur einige wenige von den vielen an verschiedenen Tieren untersuchten Zellen eine Ruheform hätten aufweisen sollen, die Mehrzahl aber gerade Umwandlungsformen, will mir nicht recht einleuchten.

Weiter müssen wir, wie ich schon früher hervorgehoben habe, bedenken, dass die Nervenzellen wohl keine cyklisch wiederkehrende Ruhepausen besitzen, wie z. B. die Drüsenzellen und daher eine räumliche Verschiebung ihres Inhaltes, wie es ja bei regelmässig wiederkehrenden Kernveränderungen unvermeidlich wäre, nicht für noch so kurze Zeit gestatten können. So lange daher keine Beobachtung an lebenden Nervenzellen vorliegt, welche eine periodische Umwandlung der Nervenzellkerne unzweideutig beweist, glaube ich mehr im Sinne der thatsächlich beobachteten zu handeln, wenn ich annehme, dass die Nervenzellkerne überhaupt keine glatte oder ellipsoide Form besitzen

und dass die unregelmässigen Formen konstante Erscheinungen sind.

Andererseits halte ich es auch für wahrscheinlich, dass die durch die Abweichungen von der glatten Kernoberfläche bedingte Vergrösserung derselben einen bestimmten Grund haben muss und liegt es ja nahe daran zu denken, dass dieselbe mit Ernährungsverhältnissen im Zusammenhang steht.

In letzter Zeit sind ja von Holmgren[1]), Studnička[2]) und auch noch von Bethe[3]) Kanälchensysteme innerhalb der Nervenzellen beschrieben worden. Auch in meiner vor kurzem erschienenen Arbeit über die Nervenzellen von Petromyzon fluviatilis[4]) habe ich solche beschrieben. An meinen jetzigen Präparaten finde ich auch entsprechende Spalträume. Dieselben habe ich aber in vorliegender Arbeit nicht weiter berührt, weil mir bisher Zeit fehlte zu untersuchen, ob dieselben nicht durch Auslösung gewisser Bestandteile des Zellenleibes bei der NH_4-Behandlung hervorgebracht würden. Wäre letzteres nicht der Fall, und ich hoffe dieses mit der Zeit entscheiden zu können, so läge ein gewisser Zusammenhang zwischen den unregelmässigen Vorsprüngen und den beobachteten Lücken vor. Eine Beobachtung, die sich auch im Sinne meiner oben ausgesprochenen Ansicht verwerten liesse.

---

1) Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. 16, 1899. — Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. 13, 1899.

2) Studnička, Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Achsencylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. 17, 1899.

3) Bethe, Einige Bemerkungen über die „intracellulären Kanälchen“ der Spinalganglienzellen und die Frage der Ganglienzellenfunktion. Anat. Anz. Bd. 17, 1900.

4) Kolster, Studien über das centrale Nervensystem. II. Zur Kenntnis d. Nervenzellen von Petromyzon fluviatilis. Acta societatis scientiarum Fennicae. T. XXIX. Nr. 2, 1900.

Holmgren[1]) spricht ausserdem von einer Wanderung des Kernes während der von ihm angenommenen Veränderungen. Es muss anerkannt werden, dass für den Nachweis einer solchen die mehr regelmässig geformten Spinalganglienzellen bedeutend vorteilhafter sind, als die unregelmässigen Vorderhornzellen. Trotzdem glaube ich dennoch berechtigt zu sein, aus meinen Beobachtungen gewisse Schlüsse auch in diesem Punkt zu ziehen.

Holmgren sagt von einem der ihm supponierten Stadien der cyklischen Kernveränderung: „Der deutlich vergrösserte Kern ist gegen die Zellperipherie verschoben, sehr abgeplattet oder vielfach eingebuchtet." Was die zwei letzteren Eigenschaften anbetrifft, so habe ich mich schon darüber ausgesprochen und zwar in der Richtung, dass ich diese nicht als Veränderung, sondern als die stete Form des Kernes ansehen muss. Ich will daher nur noch den ersten Teil der citierten Aussprache berühren.

Zu diesem Zweck hatte ich mir vorzugsweise die an den von mir untersuchten Kaltblütern gemachten Beobachtungen notiert. Dieses deshalb, weil die Zellen kleiner und deswegen an weniger Schnitten zu übersehen waren. Hervorheben will ich jedoch, dass auch die an den Warmblüteen beobachteten grossen Zellen in gleicher Richtung zu verwerten sind.

Aus diesen Beobachtungen ging übereinstimmend hervor, dass der Kern der Vorderhornzellen wohl stets eine excentrische Lage einnimmt. Es kann vorkommen, dass auf dem einen oder anderen Serienschnitt, das darin vorhandene Kernstück dieses nicht deutlich zeigt, ein Umstand, der mit der äusserst wechselnden Form der mit Dendriten versehenen Vorderhornzellen in Verbindung zu setzen ist. Aber schon die roheste Form der Rekonstruktion zeigt, dass stets der Kern im Verhältnis zur ganzen Zelle excentrisch liegt.

[1]) Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius. Anat. Hefte. Nr. 38.

Bei der grossen Menge Vorderhornzellen, welche ich auf diesen Punkt untersucht habe, halte ich diese Lage für eine konstante und nicht für eine nur einer Periode der Ernährung zugehörende. Es wäre doch zu seltsam, wenn alle von mir untersuchten Zellen derselben Ernährungsperiode angehört hätten Einige meiner Tiere hatten ja ausserdem lange gehungert, Rana, Tropidonotus und Testudo, andere waren gut ernährt gewesen oder wenigstens aus natürlichen Ernährungsverhältnissen direkt herausgenommen worden, Anguis und Cottus.

Ausserdem ist gegen eine Kernwanderung in den Nervenzellen noch in weit höherem Grade der Einwand berechtigt, dass eine dadurch entstehende Verschiebung selbst, wenn wir durchgehende Fibrillen annehmen, die Zellthätigkeit doch zu stark hier alterieren müsste. Es scheinen mir daher auch nicht genügende Gründe vorzuliegen, eine cyklische Kernwanderung anzunehmen.

Bedeutung der beobachteten Strukturen.

Vergleichen wir unter einander die im vorigen Abschnitt gegebenen Beschreibungen über die an den Vorderhornzellen der untersuchten Repräsentanten der verschiedenen Wirbeltierklassen beobachteten Strukturen, so ergiebt sich sofort eine bis in kleine Details gehende Übereinstimmung, die auch deutlich aus den beigegebenen zahlreichen Abbildungen hervorgeht. Man ist daher wohl gezwungen anzunehmen, dass diese Strukturen einen regelmässigen Bestandteil der Vorderhornzellen ausmachen.

Dieselben lassen sich wohl kaum anders deuten als wie Sphären und Centralkörper, wenn wir die Eigenschaften derselben mit dem vergleichen, was bisher über diese Gebilde bekannt ist.

Halten wir uns hierbei zuerst an die Methode, durch welche meine Präparate erhalten worden sind, so sagt der Erfinder derselben ausdrücklich, dass dieselbe für die Centralkörper im allgemeinen spezifisch sei und giebt folgende Charakteristik der Centrosomen [1]):

„Centralkörper sind scharf umgrenzte solide (durch Eisenhämatoxylin unter Umständen spezifisch färbbare) Granula von sehr geringer Grösse.“ In Bezug auf die Wirkung seiner Methode sagt Heidenhain weiter, dass durchschnittlich Protoplasma, Linin und Lanthanin die Farbe eher abgeben als das Chromatin, das Chromatin eher als die Nukleolen und die Nukleolen eher als die Centralkörper“ und folgert aus diesen Beobachtungen, „dass die Centrosomen ihrer Materie nach Dinge sui generis sind“.

Ganz so wie Heidenhain die Entfärbung bei den Kaninchenleukocyten hat verlaufen sehen, ordnen sich bei der Differenzierung der Nervenzellen ebenfalls die der Reihe nach abblassenden Zellbestandteile.

Hierbei sind aber zwei Umstände zu beachten, in welchen ich von den Heidenhainschen Vorschriften abgewichen bin Erstens wurde das Material nur selten in Sublimat, sondern meistens in Pikrinsäuresublimat fixiert. Dieses dürfte aber wohl die Beweiskraft der Methode für die Centralkörpernatur der von mir gefundenen schwarzen Körperchen nicht beeinträchtigen und zwar aus folgenden Gründen. Nicht nur an Nervenzellen, sondern auch an Leukocyten vom Knochenmark des Kaninchens lassen sich genau die gleichen Resultate sowohl nach Sublimat wie Pikrinsäuresublimat erzielen. Dass dabei Pikrinsäuresublimat vorgezogen wurde, beruhte darauf, dass dieses die übrige Substanz des Rückenmarks besser erhält als Sublimat allein.

---

[1]) Heidenhain, Neue Untersuchungen über den Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

Die zweite vielleicht wichtigere Abweichung bestand darin, dass die Tigroidsubstanz mittelst warmem NH_4-Alkohol entfernt oder umgewandelt wurde. Da aber an anderem Kontrollmaterial sich trotz dieser Behandlung die Centralkörper färben, so ist nicht einzusehen, aus welchem Grunde die Nervenzellen sich nach dieser Behandlung anders verhalten sollten und glaube ich daher berechtigt zu sein, die Methodik der Darstellung meiner schwarzen Körperchen für die Auffassung derselben als Centralkörper ins Feld führen zu dürfen.

Dass ich die Entfärbung nicht stets bis zum gänzlichen Verschwinden der Nukleolenfärbung getrieben habe, lässt sich auf einen praktischen Grund zurückführen. Wenn diese Entfärbung bis zu dem alleinigen Auftreten dunkler Nukleolen in Kernen der stark chromatophilen Zellen gelangt war; speziell wenn dieselben eine mehr graurote Farbe angenommen hatten, war man sicher die schwarzen Körperchen auch in den schwach chromatophilen Zellen noch erhalten zu finden, welche in allen Teilen die Färbung ein wenig leichter abgeben. Dieser Zeitpunkt lässt sich aber auch bei schwächerer Vergrösserung feststellen und machte die Herstellung der Präparate weniger schwierig. Um sicher zu gehen, dass keine Täuschung oder Verwechselung mit aus dem Kern herausgerissenen Chromatinpartikelchen stattfinde, wurden stets einige Gläser mit aufgeklebten Schnitten noch weiter entfärbt. Eine weitere und meiner Ansicht nach viel wichtigere Kontrolle lag aber in den jetzt zu besprechenden Beobachtungen.

In der Auffassung, dass die gefundenen schwarzen Körperchen Centralkörpern entsprächen, wurde ich besonders durch die in den meisten Fällen auffällige Differenzierung des dieselben umgebenden Protoplasmas, welche ich als Sphären entsprechend betrachten musste, bestärkt.

Halten wir uns z. B. an die von Henneguy[1]) gegebene Definition, so würden wir die Centralgebilde folgendermassen zu charakterisieren haben:

„La partie la plus importante d'une sphère attractive est le centrosome. Celui-ci se présente le plus généralement sous la forme d'une granule réfrigent de taille excessivement petite, atteignant parfois la limite de la visibilité, et se colorant plus fortement que le protoplasma sous l'influence des reactifs qui colorent ce dernier. Quant à la sphère attractive, elle est constituée pas une petite zone claire, mal délimitée, présentant souvent une réfrangibīlité un peu différente de celle du reste du corps cellulaire, zone de laquelle rayonnent généralement de petits filaments clairs, qui peuvent aussi retenir les matières colorantes un peu plus énergiquement que le protoplasma. Dans certaines cellules on ne voit que le centrosome, dans d'autre c'est le système radié qui l'entoure qui seul est visible. Ces differences ne paraissent tenir en partie·qu'aux reactifs fixateurs et colorantes employés pour la recherche des centrosomes".

Die von Henneguy im ersten Teil dieser Definition noch hervorgehobene Einheit der Centralkörper ist durch spätere Forscher, von welchen ich nur Flemming[2]), Heidenhain[3]), Prenant[4]), Ballowitz[5]) u. s. w. nennen will, als wahrscheinlich nur in wenigen Fällen thatsächlich bezeichnet worden. In Übereinstimmung hiermit habe auch ich als gewöhnlichsten Befund zwei schwarze Körperchen beobachtet.

---

1) Heneguy, Leçons sur la cellule. Paris 1896.

2) Flemming, Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebe- und Wanderzellen. Anat. Anz. 1891.

3) Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

4) Prenant, Sur le corpusulle central. Bulletin de la société de Nancy. Série II. T. 13, 1894.

5) Ballowitz, Zur Kenntnis der Zellsphäre. Arch. f. Anat. and Phys. Anat. Abt. 1898.

Den zur Sphäre gehörenden hellen Hof habe ich um die schwarzen Körperchen nur sehr selten vermisst, wenngleich derselbe sehr klein sein konnte. In den Fällen, wo derselbe nicht nachweisbar war, zeigte aber mit ganz verschwindenden Ausnahmen das Protoplasma hier dennoch eine von der Umgebung abweichende Beschaffenheit. Bei der von mir benutzten Methode ist diese allerdings nicht auf Unterschiede des Lichtbrechungsvermögens, sondern auf verschiedene Aufnahmefähigkeit des Protoplasmafarbstoffes zurückzuführen.

Was die Protoplasmastruktur sonst in meinen Präparaten betrifft, habe ich sowohl ausstrahlende Fasern, aus Körnchen zusammengesetzt, wie auch nur eine körnige Verdichtung des Protoplasmas mit zuweilen deutlicher radiärer Anordnung angetroffen; in einzelnen Fällen auch körnige Kreise um die schwarzen Körperchen beobachtet u. s. w. Allen denselben war gemeinsam, dass sie um die schwarzen Körperchen herum angeordnet waren. Die beobachteten Unterschiede lassen sich in vielleicht in der von Henneguy hervorgehobenen Weise durch Wirkung der Fixierung und Färbung erklären, vielleicht hat auch die Ammoniakbehandlung eine Rolle gespielt.

Dass die Ausbeute bei Homo so gering in dieser Beziehung war, ist aber sicher auch darauf zurückzuführen, dass das Material erst so spät fixiert werden konnte, dieses werde ich an anderer Stelle noch mit Beweisen belegen.

Im ganzen scheint es mir daher verfrüht gewesen, das v. Lenhossék[1]) als allgemeine Regel geltend machen wollte, dass bei den centralen Nervenzellen der Wirbeltiere die Sphären nicht oder höchstens in reduzierter Form vorkommen sollten. Dass Formen angetroffen werden können, die nur mit letzterer Anschauung sich vereinigen lassen, soll nicht ganz in Abrede

1) v. Lenhossék, Über Nervenzellenstrukturen. Verh. d. anat. Gesellsch. Berlin 1896.

gestellt werden. In solcher Weise müssen vielleicht z. B. die in den Figg. 7, 71 und 72 dargestellten Zellen aufgefasst werden. Nach meinen Beobachtungen bilden diese aber eher Ausnahmen.

Auffallend ist, dass die bisher allein stehenden Beobachtungen von Sphären und Centralkörpern an den Vorderhirnzellen der Eidechse, die Buehler[1]) veröffentlicht hat, so grosse Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen zeigen. Nur seine Angaben über ein System von Linien an der Zellenoberfläche, welches die Anheftungspunkte der Radien bilden sollte, habe ich weder nachprüfen noch bestätigen können, da es mir nicht gelungen, ist die von mir gefundenen Radien so weit zu verfolgen.

Wir müssen nun wohl nach dem oben Gesagten annehmen, dass in den centralen Nervenzellen deutliche Centralgebilde vorhanden sind, diese aber mit unseren jetzigen Mitteln noch nicht in jeder Zelle sich gleich vollständig und schön darstellen lassen.

Deutung der Centralkörper.

Eine sehr schwer zu entscheidende, aber doch in Anbetracht der vielen hierher gehörenden Beobachtungen interessante Frage ist die über die Herkunft der Centralkörper. Viel diskutiert ist dieselbe bisher keineswegs entschieden. Dass ich dieselbe hier berühre, geschieht deshalb, weil meine oben dargelegten Beobachtungen einen Beitrag zur Lösung derselben liefern; ich thue es aber doch nur mit einem Vorbehalt. Auf den allerersten Ursprung derselben im Organismus kann ich nicht näher eingehen, da meine Beobachtungen zur Lösung der hier bestehenden Kontroversen nicht beitragen können und die in der Litteratur niedergelegten Ansichten sich noch zu sehr widersprechen.

1) Buehler, Protoplasmastrukturen in Vorderhornzellen der Eidechse. Würzburger Verhandlungen. Bd. 29, 1895.

Einerseits verfechten Namen wie Brauer[1]), R. Fick[2]), Henneberg[3]), Boveri[4]) u. a. m. Ansichten, welche dazu führen, dass man annehmen sollte, die Reifung des Eies geschehe ohne Mitwirkung der Centralkörper und das reife Ei entbehre deshalb derselben.

Andererseits wird aber wieder hervorgehoben, dass bei der Befruchtung sowohl ein männliches wie weibliches Centrosoma in Aktion träte, Fol[5]), Platner[6]), v. d. Stricht[7]) u. a. m. Es mag auch darauf hingewiesen werden, dass Guignard[8]) für Pflanzen eine „Centrenquadrille" gefunden haben will.

Rein theoretisch kann man gegen jede dieser beiden Ansichten Einwände erheben, aber wenn ich einige hier anführe, so geschieht es mit aller Reservation, da die Verfechter der entgegengesetzten Ansichten zu den besten Namen unter den modernen Cytologen zu rechnen sind.

Gegen die Ansicht, dass dem reifen Ei ein Centralkörper fehle, könnte man einwenden, dass der Nachweis der Centralkörper bisher noch mit grossen Schwierigkeiten verknüpft sei. Methoden, die allgemein gültig wären, besitzen wir bisher noch nicht. Dass manchmal recht bedeutende Veränderungen oder Vorbehandlungen nötig sein können, um mit den jetzt bekannten

---

1) Brauer, Über das Ei von Branchipus Grubii von Dyb. Nur aus Citaten bekannt.

2) Fick, R., Über die Reifung und Befruchtung der Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1893.

3) Henneguy, Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1893.

4) Boveri, Zellenstudien. Jena.

5) Fol, Die „Centrenquadrille", eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anat. Anzeig. Bd. 6, 1891.

6) Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33, 1889.

7) v. der Stricht, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verh. d. Anat. Gesellsch. Gent 1897.

8) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation: Ann. Sciences. Natur. Botanique. T. 14. 1891. Nur aus Citaten bekannt.

Methoden den Nachweis der Centralkörper zu ermöglichen, ist wohl aus dem oben gegebenen Bericht über meine vorliegende Untersuchung ersichtlich. Man darf daher aus einem bisherigen Misslingen nie einen anderen Schlusssatz ziehen, wie Flemming bei Besprechungen oftmals hervorgehoben hat, als den, dass der Nachweis nicht geglückt sei und keineswegs sofort dass die Centralkörper fehlen.

Andererseits ist aber den Befunden eines sowohl weiblichen wie männlichen Centrosomas im befruchteten Ei manches entgegen zu halten. Wahrscheinlich erscheint es, dass manchmal nicht allzu gute Fixierungen vorgelegen haben. Auch geht es nicht stets mit entscheidender Sicherheit hervor, dass alle möglichen Formen einer Polyspermie wirklich ausgeschlossen wären.

Ohne eigene Erfahrung auf diesen Gebieten, lasse ich daher diese Fragen vollkommen offen und beschränke mich auf eine kurze Besprechung Zellen zweiter Ordnung.

Es ist wohl natürlich, dass ich hier in erster Reihe die Ansicht des Forschers anführe, der diese Frage so eigentlich aufgerührt hat. Dass derselbe einige mehr oder minder bewusste Vorgänger gehabt hat, ist eigentlich selbstverständlich.

v. Beneden[1]), welcher zuerst die Polkörperchen bei der Zellteilung aufdeckte, fasste dieselben sofort als permanente Zellorgane auf. Wenn auch von ihm der Satz „omne centrosoma e centrosomata" nicht herstammt, so entspricht derselbe jedenfalls am besten seinen Ansichten.

Vollkommen unabhängig von v. Beneden wurde eine gleiche Ansicht kurz darauf von Vialleton[2]) ausgesprochen, obwohl Form und Ausgangspunkt abwichen.

---

[1]) v. Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascarid. mégalocéphal. Bull. Ac. roy. Sc. de Belgique 3. Série. T. XIV, 1887.

[2]) Vialetton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Thèse de Paris. 1888.

Dass wir in den Centrosomen permanente Zellorgane vor uns hätten, hat bald darauf Rabl[1]) ebenfalls ausgesprochen und einer unserer vorsichtigsten Beurteiler cytologischer Fragen, Flemming[2]), zeigte sich dieser Ansicht zugethan.

Eine ganz andere Auffassung dieser Gebilde hat ein anderer Forscher zu vertreten gesucht. Es mag hervorgehoben werden, dass derselbe, Bürger[3]), seine Studien an Zellen gemacht hatte, welche aller Wahrscheinlichkeit nach sich nicht mehr teilen, sondern abgestossen dem Untergange geweiht sind. Bürger sagt, „ich halte die Attraktionssphäre mitsamt ihrem Centralkörper nicht für ein Organ der Zelle, sondern für eine Erscheinung in der Zelle, die sich auf mechanischen Ursachen zurückführen lassen muss".

Die von Bürger angenommene mechanische Ursache soll in einem die Mikrosomen beherrschenden Bestreben liegen, sich einander möglichst zu nähern, d. h. er führt die Bildung auf eine in der Zellmasse liegende, gegenseitig wirkende Attraktionskraft zurück, wobei diese nicht vom Centralkörper ausgeht, sondern derselbe gerade das Resultat derselben sei.

Fick[4]) erhob indessen sofort gegen die von Bürger ausgesprochene Ansicht schwerwiegende Bedenken.

Bütschli[5]) hat an seinen Ölschäumen die Erfahrung gemacht, dass sich leicht Bilder darstellen lassen, welche ganz denjenigen der Attraktionssphären gleichen und welche auf eine vom Centrum ausgehende Anziehungskraft zurückzuführen sind.

---

1) Rabl, Über Zellteilung. Anat. Anz. Bd. 4, 1889.

2) Flemming, z. B. verschiedene Referate „Zelle" in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

3) Bürger, Was sind die Attraktionssphären und ihre Centralkörper. Anat. Anz. Bd. 7, 1892.

4) Fick, Bemerkungen z. O. Bürgers Erklärungsversuch der Attraktionssphären. Anat. Anz. Bd. 7, 1892.

5) Bütschli, Über die sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. naturw. med. Vereins zu Heidelberg. Bd. 4, 1892. Nur aus Citaten bekannt.

Übereinstimmend mit seiner Tendenz, die Protoplasmastrukturen durch mehr oder weniger begründete Vergleichung mit seinen Schaumgebilden in derselben Weise zu erklären wie diese, sieht er auch in den Attraktionssphären und Centralkörpern Erscheinungen eines vom Centrum derselben ausgehenden Attraktionskraft.

Im Gegensatz zu Bütschli weist Henking[1]) darauf hin, dass man auch aus den Wirkungen einer vom Centrum ausgehenden repulsiven Kraft dieselben Bilder erklären kann. Die Experimente, welche Henking zu dieser Anschauung führten, bestanden darin, dass er einen Tropfen einer Flüssigkeit auf eine glatte Fläche aufschlagen liess, die mit einer dünnen Lage eines Pulvers bedeckt war und wobei sternförmige Figuren resultierten.

Im Gegensatz zu v. Benedens Auffassung, dass die Centralkörper permanente Organe der Zelle seien, betont O. Hertwig[2]), dass dieselben wahrscheinlich nicht dem Protoplasma selber angehören, sondern hier nur zu Zeit der Zellteilung auftreten. Sie entständen kurz vor Beginn derselben aus dem Kerne. Er begründet diese Auffassung folgendermassen:

„Für eine Abstammung der Polkörperchen aus dem Kern lässt sich geltend machen, erstens, dass man an ruhenden Zellen, wenige Fälle ausgenommen, im Protoplasma etwas ihnen Entsprechendes nicht auffinden kann; zweitens dass bei Beginn der Teilung die Polkörperchen unmittelbar an der Oberfläche der Kernmembran auftreten und dann erst weiter vom Kern weg in das Protoplasma hineinrücken; drittens, dass bei dem Auftreten der Polkörperchen die Kernmembran eingefallen ist, als ob aus einer kleinen Öffnung Kernsaft ausgetreten sei; viertens, dass an

1) Henking, Künstliche Nachbildung von Kernteilungsfiguren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, 1893.

2) Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

manchen Objekten das Auftreten der Polkörperchen mit dem Zerfall der Nukleolen zeitlich zusammenfällt."

Brauer[1]) bestätigt gewissermassen O. Hertwigs Ansichten. Er sah bei Ascaris megalocephala, dass das Centrosoma wirklich innerhalb des Kernes läge, sich hier teile und dann erst hinausträte. Gegen O. Hertwig hebt er aber hervor, dass das Centrosoma sich nicht aus dem Kernchromatin bilde, da dieses noch intakt wäre, während das Centrosoma sich bilde.

Julin[2]) äussert über die Centrosomen folgendes:

„Dans toute cellule ordinaire d'un metazoaire destinée à se diviser par voie mitosique, il se régénère aux depens d'une partie de la chromatine du noyau jeune entrant au repos, un élément paranucléinien qui d'abord préside, comme nucléole au développement végétatif des divers partiees constitutives de la cellule; puis quand ce développement est atteint, il devient, en toute partie comme centrosome, l'élément de division du corps cellulaire. Généralement, quand la division est achévée, le centrosome rentre à l'intérieur du noyau, ou il se resorbe."

Ziemlich allein steht, soweit ich die Litteratur übersehen kann eine von Prenant[3]) ausgesprochene Ansicht über die Centrosomen. Nach diesem Forscher hätten wir uns die Centralkörper in folgender Weise vorzustellen. Das Centrosoma braucht keineswegs ein direkter Abkömmling eines gleichen vorher existierenden Elementes zu sein. Ebensowenig besteht dasselbe aus einer vom Kern abgeschiedenen Substanz. „Il se forme de toutes pièces dans le protoplasma d'une cellule, lorsque cette cellule est arrivée par la voie nutritive à son apogée, et en conséquence elle a atteint le coefficient de la masse chromatique qui lui revient." — Da die Erfahrung gezeigt hat, dass

[1]) Brauer, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893.

[2]) Julin, Citiert nach Prenant, Sur le corpuscule central.

[3]) Prenant, Sur le corpuscule central. Bullet. de la Société d. Sciences de Nancy. Série II. T. 18, 1894.

eine stark ernährte Zelle sich teilt, so ist anzunehmen, dass die Teilung von einer reichlichen Nahrungszufuhr abhängig ist. Man ist daher berechtigt anzunehmen, da die Teilung des Mikrocentrums die Zellteilung einleitet, dass infolge reichlicher Nahrungszufuhr dieser entweder sich teilt oder erst bildet, um alsdann sich zu teilen. „Le corpuscule centrale serait ainsi un excédent chromatique, qui, faute de trouver place dans le noyau, tabernacle de la matière idioplasmique et ne pouvant se surajouter à cette matière qui est déjà au complet, demeurrait dans le protoplasma; ne pouvant prendre part à la constitution de l'idioplasma, il servirait à sa transmission. Sitôt donc l'équilibre nutritif de la cellule atteint et la masse nucléaire chromatique portée au quantum caractéristique, il y aurait, comme premier symptôme de l'hypertrophie commencante de la cellule, hyperplasie chromatique, idioplasie excessive, d'où apparition dans le corps cellulaire d'une parcelle chromatique d'idioplasme, qui est le microcentre."

Heidenhain[1]) ist in seiner grossen Arbeit energisch für die Annahme einer Permanenz der Centralkörper eingetreten und betrachtet dieselben auch ihrer chemischen Zusammensetzung nach als Gebilde sui generis.

Die oben angeführten Ansichten sind wohl in aller Kürze, ohne allzuweit auf die existierende weitläufige Centrosomenlitteratur einzugehen, besonders mit der früher gegebenen absichtlichen Einschränkung, die wichtigsten Anschauungen, welche über die Natur derselben ausgesprochen worden sind.

Kurz zusammengefasst lassen sie sich in folgender Weise ausdrücken:

a) Die Centralgebilde sind permanente Zellorgane, welche einer jeden Zelle zukommen.

b) Die Centralgebilde sind nur Erscheinungen in der Zelle wirkender mechanischer Kräfte.

1) Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

c) Die Centralgebilde kommen nur der Zelle im Teilungsstadium als Organ zu und entstehen alsdann aus Kernbestandteilen durch Neubildung.

d) Die Centralgebilde sind das Resultat einer Überernährung der Zelle, bilden sich hierbei und führen zur Teilung der Zellen.

So interessant es auch wäre diese Theorien unter Heranziehung alles Bekannten zu besprechen, so muss ich doch aus zwei schwerwiegenden Gründen davon abstehen. Einerseits besitze ich eigene Erfahrungen hauptsächlich nur über Nervenzellen und sind mir die grossen Gebiete der Ovo- und Spermagenese nebst Befruchtung aus eigener Anschauung gänzlich fremd. Andererseits ist es mir nur möglich gewesen einen Bruchteil der hierher gehörenden Litteratur anzuschaffen.

Ich beschränke mich daher auf meine Erfahrungen an Nervenzellen bei der Diskussion dieser Theorien.

In erster Hand werde ich die sub b) angegebene Anschauung berühren.

Nach derselben müsste die Darstellbarkeit der Centralkörper auf eine dichtere Beschaffenheit der hier vorhandenen Substanz zurückgeführt werden. Eine Konsequenz derselben Auffassung ist, dass die Dichte peripherwärts abnehmen muss und infolge dessen auch im selben Grade die Färbbarkeit der Zellsubstanz. Einzuwenden wäre, dass hier chemische Unterschiede allerdings eine Veränderung herbeiführen könnten, aber damit fiele auch der Begriff „Erscheinung" als Resultat mechanischer Kräfte.

Thatsächlich ist aber das Mikrocentrum oder richtiger sind Teile desselben spezifisch färbbar und dieselbe Färbung zeigt keine gegen die Peripherie der Zelle zu verschwindende Intensität, sondern bleibt auf Teile des Mikrocentrums beschränkt.

Auch wenn die von mir bewirkte Nichtfärbbarkeit der Tigroidsubstanz bei der Herstellung der Präparate nicht hervorgerufen wird, ist eine peripherwärts vorschreitende Abschwächung der Zellfärbung nicht zu beobachten.

Ein weiterer Einwand gegen diese Anschauung liegt wohl darin, dass ein Mikrocentrum oft zwei verschieden grosse, stark tingierte Körperchen liegen und von einem hellen oder bisweilen zwei getrennten umgeben sind. Trotz der wechselnden Form der Nervenzellen ist es nicht gerade möglich, sich das physikalische Centrum der Dichte in zwei verschieden grosse Teile getrennt zu denken.

In Bezug auf die unter c) zusammengefasste Ansicht ist zu bemerken, dass die Nervenzellen sich, so weit bekannt, normal nicht weiter teilen. Im hiesigen Institut sind experimentelle Arbeiten über das Nervensystem seit Jahren auf der Tagesordnung gewesen, sowohl Läsionen traumatischer Art, wie auch toxische und bakterielle Einflüsse sind untersucht worden. Wucherungen der Gliazellen und der im Centralnervensystem vorhandenen bindegewebigen Elemente haben sich oft durch Kernteilungsfiguren direkt nachweisen lassen, aber bisher sind keine Bilder beobachtet worden, die darauf hinweisen, dass vielleicht die Nervenzellen nach der Geburt eines Wirbeltieres sich noch teilen könnten. Allerdings finden sich in der Litteratur derartige Angaben, z. B. von Levi[1]), aber dieser Forscher betrachtet auch eine eventuelle Teilung nicht als stabile Regeneration, sondern höchstens als Reaktion auf einen gesetzten Reiz. Die Mehrzahl der Forscher, welche karyokinetische Figuren in Ganglienzellen gesehen haben wollen, nehmen auch an, dass dieselben keine wirkliche Teilung einleiten.

Unter diesen Umständen liegt auch nicht der geringste Grund vor, anzunehmen, dass die von mir beobachteten Centralkörper enthaltenden Zellen kurz vor einer Teilung stehen sollten. Im Gegenteil fühle ich mich vollkommen berechtigt, in denselben ein definitives Ruhestadium in dieser Beziehung zu sehen. Dass

---

1) Levi, Sulla cariocinesi delle cellule nervose. Rivista di Patologia nervosa e mentale. Vol. III. fasc. 3. 1898.

also, wie O. Hertwig will, ein Kernursprung der Centralkörper erst zu Beginn der Mitose eintrete, ist wohl nicht wahrscheinlich.

Dass wir uns aber in den Centralkörpern Gebilde vorzustellen hätten, welche das Resultat einer Überernährung der Zelle wären und durch ihr Auftreten zur Bildung neuer Zellen führten, wie es die unter d) angeführte Theorie will, fällt wohl schon durch das über die Theorie c) Gesagte. Es lässt sich schwer denken, dass alle verschiedenen Vorderhornzellen, in welchen die Centralkörper gefunden wurden, gerade überernährte Zellen sein sollten. Für die Zellen neugeborener Tiere könnte man dieses vielleicht noch annehmen, aber z. B. für die Zellen aus dem Rückenmark des ca. 40jährigen Mannes, wo entsprechende Strukturen vorgefunden wurden, lässt sich diese Ansicht unmöglich aufrecht halten. Derselbe war an einer Form von perniciöser Anämie zu Grunde gegangen und mit dieser Krankheit lässt sich eine Überernährung der Zellen nicht gern vereinigen. Auch die Annahme findet durch meine Untersuchungen keine Stütze.

Es bleibt jetzt noch nur die ursprüngliche Ansicht v. Benedens zu besprechen, nach welchem die Centralkörper permanente Zellorgane wären. Dieser Ansicht muss ich mich ganz anschliessen. Bei der grossen Schwierigkeit, diese kleinen Gebilde in einer jeden beobachteten Zelle nachzuweisen, eine Schwierigkeit, welche mit der Grösse der Zellen wächst, ist die grosse Zahl der von mir gefundenen Centralkörper wohl nur so zu erklären, dass dieselben den Vorderhornzellen stets zukommen. Dass die v. Benedensche, von vielen späteren Forschern angenommene Ansicht einer Ubiquität die richtige sei, muss ich daher auch annehmen.

Helsingfors, im Mai 1900.

Figurenerklärungen der Tafeln XII—XV.

Figg. 1—10. Vorderhornzellen von Cottus scorpius und quadricornus. Vergrösserung Zeiss Apochromat. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 11—21. Vorderhornzellen von Rana temporaria. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 12.

Figg. 22—29. Vorderhornzellen von Tropidonatus natrix. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 30—35. Vorderhornzellen von Anguis fragilis. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0 Kompensationsokular 8.

Figg. 36—41. Vorderhornzellen von Testudo graeca. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 42—49. Vorderhornzellen von Columba. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 50—59. Vorderhornzellen von Sus scrofa. Vergrösserung Zeiss Apochr 2,0 Kompensationsokular 8.

Figg. 60—67. Vorderhornzellen von Ovis aries. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 68—77. Vorderhornzellen von Bos taurus. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 78—81. Vorderhornzellen von Homo, 6 Monate alt. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

Figg. 82—84. Vorderhornzellen von Homo, ca. 40 Jahr alt. Vergrösserung Zeiss Apochr. 2,0. Kompensationsokular 8.

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

LI. HEFT (XVI. BAND, HEFT II).

MIT 22 TAFELN UND 2 TEXTFIGUREN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1901.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Aus dem anatomischen Institut zu Greifswald.

BEITRÄGE

ZUR

EMBRYOLOGIE DES HUNDES.

ERSTE FORTSETZUNG.

VON

R. BONNET,
GREIFSWALD.

Mit 2 Textfiguren und 84 Figuren auf den Tafeln XVI/XXVII.

Die vorliegende Fortsetzung meiner Beiträge zur Embryologie des Hundes behandelt das Verhalten des Ektoderms bis zur Bildung der Medullarfurche, das Dotterblatt, die Gastrulation, die Bildung des Mesoderms, die Ergänzungsplatte und ihre Derivate (präorales Darmrudiment, Kopfhöhlenrudiment), die Bildung der Rachenhaut und das Cölom. Sie giebt ferner einige Notizen zur Bildung des Amnios und der Allantois.

Ich werde mich in folgendem mehrfach auf meine schon erschienene Arbeit über die Entwickelung des Hundes (1) und auch auf meine Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei, beziehen müssen (2 u. 3). Erstere Arbeit wird stets unter H. I, die beiden letzteren unter S. I und II citiert werden.

Die für die zu erörternden Fragen in Betracht kommende Litteratur ist in jüngster Zeit wiederholt, am vollständigsten durch Mehnert (92) und Keibel (4 u. 5), zusammengestellt worden, Die beigefügten mit × versehenen Nummern verweisen auf die Zahlen, unter welchen die betreffenden Arbeiten im Keibelschen Litteraturverzeichnis zu finden sind. In diesen und den von mir selbst angeführten Arbeiten wird man die wichtigsten weiteren Litteraturnachweise finden.

Ich gebe zunächst einige Totalansichten von Hundeembryonen, die eine leidlich vollständige Entwickelungsreihe bilden. Abbildungen von Fleischfresserembryonen finden sich mit Aus-

nahme der unseren heutigen Ansprüchen nicht mehr ganz genügenden Figuren in Bischoffs fundamentaler Arbeit über die Entwickelung des Hundeeies in der Litteratur nur ganz vereinzelt.

Fleischmann (× 29) hat in Fig. 3 Taf. II und Fig. 1 Taf. III zwei gute Abbildungen von Katzenembryonen gegeben. Der eine Embryo besitzt acht, der andere neun Urwirbelpaare, ein zehntes ist in Abgliederung begriffen. Beide entsprechen somit etwa den von mir in Fig. II und III abgebildeten Hundeembryonen mit etwa derselben Zahl von Urwirbeln und ähneln ihnen auch in vieler Beziehung sehr. Doch zeigt das Kranialende und vor allem die Hirngliederung in diesem Stadium zwischen Hund und Katze und, wie ich beifügen möchte, auch vielfach bei sonst ziemlich gleich weit entwickelten Hundeembryonen schon auf den ersten Blick auffallende beträchtliche individuelle Unterschiede.

Ich hoffe, vorausgesetzt, dass mir die Beschaffung noch einiger fehlende Stadien gelingen wird, die Hirnentwickelung des Hundes noch speziell bearbeiten zu können.

Die in der Amniosbildung zwischen Hund und Katze bestehenden Verschiedenheiten werden bei der Schilderung der Amniosbildung zu berücksichtigen sein.

Ich selbst habe auf S. 74 meines Grundrisses in den Figuren 66 und 67 noch die Frontansicht zweier älterer Katzenembryonen und in Fig. 74 S. 81 ebenda einen Katzenembryo von 1 cm Länge abgebildet. Weitere Abbildungen von Fleischfresserembryonen liegen meines Wissens in der Litteratur nicht vor. [1])

Der schuhsohlenförmige Embryo IX, Fig. I, Taf. XIX von unbestimmtem Alter (siehe die Tabelle S. 452 meiner ersten Abhandlung)

[1]) P. Martin hat in der 1. Lieferung seines soeben erschienenen Lehrbuchs der Anatomie der Haussäugetiere (Stuttgart, Verlag von Schickhardt und Ebner 1901) einige Flächenbilder und Schnitte von jungen Katzenembryonen gegeben, die vielfach grosse Ähnlichkeit mit den Verhältnissen beim Hunde zeigen. (Anmerkung während des Druckes.)

hat, fixiert gemessen, eine Länge von 5 mm. Die Gesamtlänge des Embryo hat somit gegenüber den Embryonen VIII 4 und VIII 5 nicht sehr wesentlich zugenommen, wohl aber hat seine Gliederung wesentliche Fortschritte gemacht. Leider klafft zwischen den Embryonen VIII 5 und IX eine ähnliche Lücke wie zwischen dem Embryo Fig. 34 C von Bischoff ohne Urwirbel und dem Embryo Fig. 35 A mit 6 Urwirbelpaaren.

Der Embryo IX ist etwas von rechts her eingebogen. Sein Kopfende beginnt sich durch die Hirnanlage und die bessere Begrenzung der Kopfplatten schärfer zu modelliren. In der Stammzone sind sechs Urwirbelpaare deutlich abgegliedert. Die Medullarfurche ist noch in ganzer Ausdehnung offen. Durch ihren Boden schimmert die Chordaplatte und fusst kaudal auf dem von den auseinanderweichenden Medullarwülsten flankierten Rest des Kopffortsatzes. Der kraniale Knoten des Primitivsstreifs ist verwischt und verbreitert. Primitivstreif und -Rinne sind noch deutlich, aber nicht nur relativ sondern auch absolut verkürzt. Der kaudale Knoten des Primitivstreifs ist ebenfalls verbreitert und weniger deutlich als bei den früheren Embryonen begrenzt.

Die schon in Figur 23 H. I auffallende, im Kopfgebiete der Stammzone gelegene Trübung reicht nun über das Gebiet der Parietalzone hinaus bis an die Cölomgrenze und entspricht einer geräumigen Pleuroperikardialhöhle mit beginnender Herzanlage.

Das Cölom umgiebt den ganzen Embryo und endet scheinbar bei Flächenansicht gegen den hellen Fruchthof deutlich abgesetzt (Fig. I c). Die Schnittserien zeigen dass es thatsächlich als enge Spalte weiter peripher bis unter den Ektodermwulst reicht.

Der helle Fruchthof ist im Vergleiche zu Fig. 23 H. I weniger deutlich. Auch der Ektodermwulst verschwindet allmählich, indem er in eine Menge zunächst noch mikroskopisch kleiner solider Zöttchen zerfällt. Ebenso wird auch der Fruchthof durch das peripher fortschreitende Cölom — und bald auch durch die

Amniosbildung unklar und verschwindet. Eine kurze Charakteristik der übrigen abgebildeten Embryonen findet sich in der Tafelerklärung. Weitere Angaben sollen gelegentlich der Schilderung der Keimblätter, der Chorda, der Cölomation, und der Fruchthüllen gemacht werden.

Ich wende mich zunächst zur Schilderung des

Ektoderms bis zur Ausbildung der Medullarfurche.

Embryonen der Serie VII und VIII.

Das Ektoderm des Embryonalschildes VII 1 und VII 2 (Textfigur 1 u. 2, S. 249 u. 252) ist, wie die Querschnittserie beweist, in den vorderen zwei Dritteln beider Schilde dicker als im hinteren Drittel. Es besteht kranial und lateral vor dem schon in Flächenansicht deutlichen Primitivknoten sowie in seiner hintern Umgebung aus schlanken Cylinderzellen mit zwei- bis dreizeiligen Kernen (Figg. 1 und 4, Taf. XVIII).

Weiter kaudalwärts vermindert sich die Dicke des Ektoderms noch weiter durch Höhenabnahme seiner Zellen, deren Kerne sich zuerst alternierend, dann einzeilig ordnen (Fig. 5).

In den vorderen zwei Dritteln des Schildes setzt sich demgemäss das dickere Schildektoderm auch schärfer gegen das dünne Keimblasenektoderm ab, als im hinteren Drittel des Schildes. Ausserdem aber markiert sich die ganze Cirkumferenz des Schildektoderms durch seine blasseren Kerne sehr scharf gegen das Keimblasenektoderm (Figg. 1—5 und 16a, Taf. XVIII/XIX)

Starke Vergrösserungen zeigen als Grund dieser in früheren Stadien nicht wahrnehmbaren und nur kurze Zeit allein in den Serien VII 1 und VII 2 bestehenden Färbungsdifferenzen einen stärkeren und diffuseren Chromatingehalt der Kerne des Keimblasenektoderms gegenüber den aus zierlichen und scharf begrenzten Fäden bestehenden Chromatinnetzen der Kerne des Schildektoderms (Fig. 16a).

Mitosen sind im Ektoderm beider Schilde sehr häufig aber ausnahmslos auf dessen oberflächlichste Kernschichte beschränkt. Die Richtung der Teilungsebenen wechselt. Die Zellvermehrung führt somit zum Flächen- und Dickenwachstum des Schildektoderms (Fig. 2). Besonders zahlreich sind die Mitosen der Ektodermzellen in der Umgebung des Primitivknotens.

Von der Suite VIII sind zunächst die Schilde VIII 1 und VIII 2 durch die fortschreitende Differenzierung in ein vorderes dunkleres und hinteres helleres Gebiet von Interesse. Diese Sonderung findet ihre Begründung zum Teil in dem Verhalten des Ektoderms beider Schilde.

In der Querschnittserie durch Schild VIII 1 ist der Gegensatz beider Regionen, wie auch das Flächenbild lehrt, nur angedeutet. Die Kerne des Ektoderms rechts und links von der Rückenfurche stehen dreizeilig, kaudalwärts zu beiden Seiten der Primitivrinne aber zweizeilig. Lateral verdünnt sich das Schildektoderm nur allmählich, kaudalwärts dagegen sehr rasch zu einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Grenze des Schildrandes ist in den Querschnittserien der ganzen Suite VIII, abgesehen von der Ektodermverdünnung, auch noch sehr scharf durch Unterschiede in den Zellen des Schildes und der Keimblase markiert. Das Plasma der Zellen des Schildektoderms ist dunkler und homogener als das der Ektodermzellen im Gebiete des hellen Fruchthofes. Die Ektodermzellen im Bereiche des hellen Fruchthofes und des Ektodermwulstes enthalten ausnahmslos die schon früher beschriebenen tropfenförmigen Reste der Gallerthülle und erscheinen dadurch hell und spongiös mit basalständigen Kernen (Fig. 16a).

Das Ektoderm am Boden der Rückenfurche enthält zwei Kernreihen.

Im Schild VIII 2 hat sich das Ektoderm in der dunkeln Zone (rechts und links) lateral von der Rückenfurche im Gebiete der

Rückenwülste bedeutend verdickt. Die Kerne sind nun in 5 bis 6 Reihen geordnet (Fig. 13, Taf. XX).

In der hinteren Hälfte der dunkeln Zone (Fig. 16, Taf. XX) enthält das dünne Ektoderm nur zwei Kernreihen. Das ganze Ektoderm der hellen Zone des Schildes ist viel dünner und besteht aus einer einzigen Schichte kubischer Zellen mit zwei-, oder im kaudalen Gebiete des Schildes nur einreihigen Kernen.

Im wesentlichen zeigen dieselben Verhältnisse die Embryonen VIII 3 und VIII 5; VIII 4 wurde in toto aufgehoben. Die Dicke des Ektoderms in dem dunkeln Gebiet ist bei beiden Embryonen eine ziemlich gleichmässige und enthält höchstens 4—5 Kernreihen, die sich peripher wieder rasch auf eine einzige reduzieren.

Das dunkle Gebiet dieser Schilde begrenzt sich nicht nur wie in VIII 1 und VIII 2 durch die Dicke ihrer Ektodermschicht, sondern auch durch ihre schon in Flächenansicht namentlich bei Betrachtung mit stereoskopischem Okular sehr deutliche dorsal-konvexe Wölbung.

Die Rückenfurche der Embryonen VIII 2, VIII 3 und VIII 5 hat, wie die Querschnitte lehren, im Vergleich zu Embryo VIII 1 an Tiefe zugenommen (Figg. 23 u. 35, Taf. XXII/XXIII). Von der späteren zur Ausbildung der Medullarfurche führenden Scheidung in die dicke Medullarplatte und das einschichtige Hornblatt findet sich noch keine Spur.

Der vorne dreischichtige Boden der Rückenfurche bei VIII 2 und 4 wird weiter kaudalwärts zuerst zwei-, dann aber in ziemlich beträchtlicher Ausdehnung vor dem kranialen Knoten einschichtig. Der im Flächenbilde in Schild VIII 1 und VIII 2 zwischen den sich verflachenden Rückenwülsten vor dem Knoten auffallenden stilettförmigen, mit ihrer Spitze kranialwärts gerichteten Trübung entspricht eine keilförmige Verdickung des Bodens der Rückenfurche mit dorsaler sich kranialwärts ver-

flachender Kante (Fig. 17, Taf. XX/XXI). Kaudalwärts fusst diese Verdickung als ein im Querschnitt dorsal-konvexer Wulst auf dem Ektoderm an der vordern Peripherie des kranialen Knotens (Fig. 18, ebenda).

Reste dieser eigentümlichen mir von andern Säugetierembryonen bislang nicht bekannten „Rückenkante", die nicht mit dem dorsalen Kopffortsatz- oder Urdarmwulst verwechselt werden darf, finden sich auch noch in der Serie von VIII 3, verschwinden aber in späteren Entwickelungsstadien vollkommen.

Bei den Embryonen VIII 4 und VIII 5 wird dagegen die stilettförmige Trübung an derselben Stelle nach Ausweis der Querschnittserien nicht mehr durch eine „Rückenkante", sondern nur durch den durchschimmernden Urdarmstrang (Kopffortsatz) bedingt. Der Kopffortsatz verursacht in diesen Entwickelungsstadien bekanntermassen eine kurze, etwa 60 μ lange, axiale Vorwölbung des Ektoderms am Boden der Rückenfurche, den dorsalen Urdarm- oder Kopffortsatzwulst (Fig. 25, Taf. XXII).

Ausser den zahlreichen in der obersten Kernschicht des Ektoderms zerstreuten Mitosen findet man in dem Schildektoderm von VIII 3 und VIII 5 nun auch tiefere in Teilung begriffene Kerne, so z. B. in Fig. 33, Taf. XXIII. Eine Schilderung des Ektoderms der späteren Stadien soll bei anderer Gelegenheit gegeben werden.

Das Dotterblatt

besteht unter den Schilden der Serie VII und VIII aus Zellen mit zum Teil zungenförmig gegen das Ektoderm gerichteten Fortsätzen (Serie VII 1 und 2). Gegen den Schildrand nehmen diese Zellen eine mehr kubische Form an, stehen hier dichter und bilden so eine im Gebiete des Schildrandes gelegene, schwach

verdickte je nach der Form des Embryonalschildes mehr runde oder elliptische Zone. Sie geht peripher sich abflachend in die spindelförmigen Querschnitte der im Flächenbilde sternförmigen Zellen des Dotterblattes der Keimblase über. Eine ähnliche Verdickung hat Fleischmann (X 29) auch am Dotterblatt von Embryonen der Katze beschrieben. Es liegt nahe diese Bildung als gleichwertig mit dem von mir zuerst beim Schafe gefundenen „Entoblastwall“ zu betrachten, der aber beim Hunde viel weniger auffällt, als beim Schafe.

Der später zum Darmepithel werdende, unter dem Embryonalschild gelegene Teil des Dotterblattes grenzt sich beim Hunde, wie beim Schafe, wenn auch weniger auffallend als bei diesem, schon in frühen Stadien gegen die flacheren Zellen des übrigen Dotterblattes ab. Der Nachweis ähnlicher Verhältnisse durch Heape beim Maulwurfe durch Selenka beim Opossum, durch van Beneden bei der Fledermaus, durch Weysse und Keibel beim Schwein, durch Hubrecht bei Tupaia japonica zeigt, dass es sich hier um eine allgemein gültige, wenn auch wechselnd deutliche Erscheinung handelt.

In der Serie VIII haben die unter dem Schildrande gelegenen Zellen des Dotterblattes vielfach schon kubische Form angenommen. Gegen die Flanken des Kopffortsatzes zu (Fig. 17, Taf. XXI) ebenso wie unter dem kranialen Knoten des Primitivstreifs flachen sie sich aber wieder mitunter bis zu spindelförmigen Querschnitten ab. Unter dem kaudalen Knoten und Primitivstreifen besteht das Dotterblatt wieder aus kubischen Zellen (Fig. 22, Taf. XXI).

Das ganze Dotterblatt im Bereiche des Schildes mit Ausnahme einer noch genauer zu erörternden Region nahe dem vorderen Schildrande namentlich aber im ganzen Gebiete des Dottersackes ist in allen Serien im Gegensatze zum Ekto- und Mesoderm auffallend arm an Mitosen.

Die Gastrulation.

Das Problem der Säugetiergastrulation ist von keinem Forscher, der sich mit dem Studium der zur Bildung des Dotterblattes, des Protentoderms (palingenetischen Entoderms), Mesoderms, der Chorda dorsalis und des Cöloms führenden Entwickelungsvorgänge befasst hat, unberücksichtigt geblieben. Eine Fülle wertvoller Arbeiten hat unsere Kenntnisse von diesen fundamentalen Vorgängen vermehrt, ohne sie jedoch, wie jeder auch nur oberflächliche Blick in die Litteratur zeigt, endgültig und harmonisch gelöst zu haben.

Zwar besteht bei manchen Autoren in vielen prinzipiellen Punkten erfreuliche Übereinstimmung. Aber ihr steht der Widerspruch anderer Gruppen gegenüber.

Ich beabsichtige hier nicht eine erschöpfende kritische Darstellung des gegenwärtigen Standes der Lehre von der Säugetiergastrulation mit spezieller Berücksichtigung aller einschlägigen Litteraturangaben. Born (7), C. Rabl (× 99), Mehnert (× 92), Hubrecht (× 62), Keibel (4) u. a. haben das Problem in jüngster Zeit eingehend behandelt und Litteraturverzeichnisse gegeben. Ich werde vielmehr die Kenntnisse von den Grundzügen des ganzen Problems voraussetzend, nur zu den Fundamentalfragen, gestützt auf die nachfolgenden Untersuchungen, Stellung nehmen.

Meiner Meinung nach sind wir vor allem durch Balfour (× 1—4), Rauber (× 100—102), v. Kupffer (8), van Beneden (× 9), C. Rabl (× 99), Hubrecht (× 62), Wenckebach (× 133), Will (× 135) trotz mancher Widersprüche dieser Autoren im einzelnen, doch im allgemeinen auf den richtigen Weg geführt worden. Auf ihm fortschreitend, wird die Beseitigung noch bestehender Unklarheiten und Lücken sicher gelingen.

Ich selbst schliesse mich namentlich den Ausführungen Wenckebachs an, nach welchem bekanntlich der bedeutende Dotterverlust des Eies der placentalen Säuger zur zeitlichen Trennung der ursprünglich einheitlichen Anlage des Entoderms und damit zur Bildung des cenogenetischen Entoderms oder Dotterblattes vor dem palingenetischen oder Protentoderm geführt hat.

Schon vor Wenckebach hat Hubrecht (X 62) die Anschauung ausgesprochen, dass es sich um eine vorzeitige Zerlegung des ursprünglich einheitlich angelegten Entoderms in Dotterblatt und Protentoderm handle.

Für eine „Gastrulation in zwei Phasen" ist zwei Jahre später Keibel (4) unabhängig von Hubrecht eingetreten.

Die Wiederherstellung der Einheit des Entoderms vollzieht sich erst wieder durch die Verschmelzung des Protentoderms (Kopffortsatzes) mit dem Dotterblatt und erlaubt dann wieder einen Vergleich mit den gleichwertigen Stadien der Anamnier.

Dass in Bezug auf die Feststellung der zeitlichen und örtlichen Art und Weise der Scheidung des ursprünglichen einheitlichen Entoderms noch manche Lücke auszufüllen ist, gebe ich gerne zu.

Bei den durch wiederholte Dotterzu- und -abnahme stark beeinflussten und schliesslich ausserordentlich dotterarm gewordenen Keimen der placentalen Säugetiere wird kein mit embryologischen Vorgängen Vertrauter einen klaren und in allen seinen Phasen mit gleicher Deutlichkeit auftretenden Gastrulationsvorgang erwarten.

Man wird vielmehr von vornherein auf einen mehr oder minder abgeänderten und rudimentär gewordenen Prozess gefasst sein müssen, bei welchem ausserdem durch die Schnelligkeit des Verlaufes und die zeitliche Verschiebung mancher Phasen oder gar durch deren möglichen gänzlichen Ausfall der Einblick vielfach erschwert ist.

Vor allem wird aber streng zu scheiden sein, ob die eigentliche Gastrulation auch wirklich mit der Entodermbildung, wie beim Amphioxus, vollzogen ist, oder ob sie protrahiert, noch mit den an die Gastrulation anschliessenden Vorgängen (Mesoderm- und Chordabildung) sich verquickt.

Dotterzuwachs und Dotterverlust werden ausserdem eine Menge von Konvergenzerscheinungen bedingen können, die nicht schlechtweg im streng phylogenetischen Sinne verwendbar sind.

Die Versuche, Andeutungen einer Gastrulation bei der Bildung des Dotterblattes der placentalen Säuger zu finden, sind entweder missglückt, oder bei unserem heutigen Wissen mehr durch Annahmen als durch thatsächliche Befunde gestützt. Sind doch noch nicht einmal die Ansichten darüber definitiv geklärt, ob und wann der Keim der Säugetiere das echte „Blastulastadium“ zeigt. Vielfach werden immer noch irrigerweise die Vesicula blastodermica nebst dem so vielfach missdeuteten Embryonalknoten mit der Amphioxusgastrula verglichen.

Durch die Untersuchungen Hubrechts (× 61, 31), van Benedens (9) und Asshetons (10) sind die Angaben von Lieberkühn (× 86), Heape (× 41) u. a. über die Vorgänge bei der Bildung der Säugetierkeimblase, des Embryonalknotens und seiner Differenzierung in Deckschicht, Schild und Dotterblatt, eventuell auch schon in die ektodermale Lamelle des Amnions, in dankenswertester Weise vervollständigt worden.

Der Versuch Duvals (11), die bekannte, seiner Zeit von van Beneden (× 7) aufgestellte, heute aber von diesem selbst aufgegebene Lehre, nach welcher schon die erste Teilung des befruchteten Keimes Ento- und Ektodermzelle liefern sollte, wieder zu beleben, wird von van Beneden selbst, nach seinem heutigen Standpunkte, abgelehnt werden.

Die Bildung des Dotterblattes, wie sie von Selenka (× 117) beim Opossum durch Verlagerung einer oder mehrerer „Ento-

dermzellen" zwischen die Ektodermzellen in sehr frühen Furchungsstadien beschrieben wurde, muss so lange bezüglich ihrer Beziehung zur Gastrulation mit vorsichtiger Reserve betrachtet werden, als Grösse und wechselndes Aussehen der Blastomeren bald als Charakteristikum für ihre entodermale oder ektodermale Natur verwendet bald aber als etwas Nebensächliches oder überhaupt Inkonstantes (Assheton) oder lediglich als Vorstufe der Teilung betrachtet wird (Sobotta).

Dasselbe gilt für die Auffassungen O. Hertwigs (X 48) und Keibels (4), welche das Dotterblatt durch Einstülpung vom Ektoderm her mit oder ohne die noch rätselhaften Öffnungen[1]) am animalen Pole der Keimblase oder im Schilde entstehen lassen und als Gastrulation deuten.

Übrigens besteht nach Keibel (4) der „Furchungskugelrest" besser Embryonalknoten, irrigerweise nur aus Dotterentoderm, (a. a. O. S. 108, Fig. 42, Taf. IV.) Mit dieser Missdeutung fällt auch Keibels „erste Phase der Gastrulation". Denn was er nur als eingestülptes Dotterblatt deutet, ist in Wahrheit Schildektoderm + Dotterblatt.

Erst müssen wir wissen, ob die „Einstülpungsöffnungen" konstant sind und zu welcher Zeit sie auftreten, wie lange sie sich erhalten, ob sie, was nach den neueren Untersuchungen wenig wahrscheinlich wird, überhaupt mit der Dotterblattbildung etwas zu thun haben und ob sie, wie Hubrecht (X 62) will, mit dem späteren Blastoporus überhaupt in Beziehung gebracht werden dürfen oder nicht. Danach wird dann ihre Beziehung zur „Gastrulation" zu beurteilen sein.

Sicher kleidet das Dotterblatt die Innenfläche der Keimblase infolge der mit dem Schwunde des Dotters gepaarten bedeuten-

---

[1]) Ich trage hier, was ich im ersten Teil dieser Arbeit zu erwähnen versäumte, nach, dass Hubrecht eine solche Öffnung auch im Schilde von Sorex gesehen und auf Tafel XXXVIII, Fig. 38 und 39 abgebildet hat.

den Verkleinerung des Keimes schon sehr früh mehr oder weniger vollständig aus, ohne dass dabei am animalen Pole oder im Schilde Invaginationsöffnungen auftreten müssen, ganz abgesehen von vorübergehenden und, wie es scheint, bedeutungslosen Lücken zwischen den Blastomeren wie z. B. in der Morula des Kaninchens (Assheton).

Das Dotterblatt ist, wenigstens beim Hunde und Schafe, stets als allseitig geschlossene Blase vorhanden, ehe das vielleicht nicht einmal konstant auftretende Loch in dem vom Dotterblatte allseitig getrennten Schildektoderm beobachtet wird.

Es liegen also bis jetzt keine Anhaltspunkte vor, dass das Dotterblatt durch eine Invagination oder Umschlag bei Säugetieren entsteht.

Weysse (6) und Mitrophanow (12) [a. a. O. S. 227] sehen irrigerweise in dem sackförmigen, der Scheidung in Schild und Deckschichte vorangehendem Stadium des Embryonalknotens vom Schweine einen Gastrulationsvorgang im Sinne einer Invagination.

Die musterhafte Beschreibung der Bildung des Embryonalschildes aus dem Embryonalknoten der Fledermaus von van Beneden (9) widerlegt diese Meinung gründlichst.

Wir wissen jetzt von verschiedenen Typen, dass sich die untersten Zellen des früher als „Furchungskugel- oder Dotterrest" oder als „masse endodermique" bezeichneten Embryonalknotens schon sehr früh, vor der Anlage des Schildes und Protentoderms und unabhängig von diesem als Dotterblatt differenzieren. Andeutungen einer Primitivplatte, wie sie Will (13) bei den Reptilien beschreibt, in deren Bereich am Prostoma hinter dem Schilde Entoderm (das Material für Dotterblatt und Protentoderm) an einer begrenzten Stelle, dem Blastoporus, zu Tage tritt, sind beim Säugetiere bis jetzt weder im Stadium des Embryonalknotens noch nach Anlage des Schildes in der zweischichtigen Keimblase mit Sicherheit gefunden worden.

Im zweischichtigen Stadium des Schildes sind Schildektoderm und Dotterblatt im Bereiche des ganzen Schildes und Dottersackes stets bis zum Auftreten des Primitivknotens und der Primitivrinne durch eine deutliche Spalte allseitig von einander getrennt. Erst später hängt im Bereiche des „Primitivknotens und -Streifs“ das Protentoderm durch Vermittelung des von beiden gebildeten Mesoderms mit dem Dotterblatt zusammen. Diese Verbindung ist aber keine primäre sondern eine sekundäre.

Ob und wie weit dann in diesen Stadien beim Säugetiere Andeutungen einer „Primitivplatte“ festzustellen sind, soll noch erörtert werden.

Nach alledem vermag ich bis zur Klärung all dieser Fragen den ersten Akt einer Gastrulation in 2 Phasen nicht als bewiesen anzuerkennen. Unverkennbar treten dagegen später in dem zu einer gewissen Grösse entwickelten Säugetierschilde Andeutungen einer Gastrulation auf, nachdem das Dotterblatt schon eine gewisse Ausdehnung erreicht, eventuell schon die ganze Keimblasenwand ausgekleidet hat.

Diese Prozesse setzen ein mit der Bildung des Primitiv- oder Gastrulaknotens. Er bildet, ursprünglich solide, die erste Gastrulationserscheinung. Seine anfänglich freie untere Fläche verwächst sehr rasch nach seinem Auftreten mit der Oberfläche des Dotterblattes.

Auf dem Gastrulaknoten entsteht die Primitiv- oder Gastrulagrube und verlängert sich wie der Knoten selbst axial in kaudaler Richtung [Bonnet (1), Hubrecht (X 62), Will (13b), Schauinsland (14), Mitrophanow (12)].

Die Gastrulagrube wird somit zur linearen Gastrula oder Urmundrinne (Primitivrinne). An ihr erhält sich der Rest des Gastrulaknotens als dorsale Urmundlippe, welche sich kaudal in die seitlichen Urmundlippen (Primitivfalten) fortsetzt. Eine ventrale Urmundlippe (der kaudale Knoten des Primitivstreifs) entsteht, wenigstens beim Schafe und Hunde sicher erst später

nach voller Entwickelung der Urmundrinne. Die gesamte Wandung der Urmundrinne besteht ebenso, wie der Gastrulaknoten, aus Urentoderm oder Protentoderm liefert aber sehr bald Mesoderm.

Gleichzeitig mit der Anlage der Urmundrinne (Hund) oder bei anderen Säugetiertypen sehr bald nach deren Anlage schiebt sich kranialwärts der ursprünglich solide, wie wir durch van Benedens (X 9) grundlegende Untersuchung an der Fledermaus wissen, als Urdarm zu deutende „Kopffortsatz" anfänglich frei zwischen Entoderm und Dotterblatt vor, um dann rasch mit diesem letzteren zu verschmelzen. Später kanalisiert sich der Urdarm und eröffnet sich ventral in der bekannten Weise gegen die Keimblasenhöhle.

Nach den bis jetzt vorliegenden Arbeiten kann es in der Folge im vorderen Ende der Urdarmrinne entweder zur vorübergehenden Ausbildung eines wohlentwickelten in die Urdarmhöhle führenden Prostomas — nicht, wie ich selbst u. a. irrigerweise angegeben haben oder noch angeben, eines neurenterischen Kanales — kommen (z. B. bei Maulwurf, Schaf, Fledermaus, Tarsius). Später nach eröffnetem Urdarm kann das Prostoma noch einige Zeit als Blastoporus und nach seiner Einbeziehung in den Boden der Medullarfurche als Canalis neurentericus bestehen bleiben oder es finden sich nur andeutungsweise Spuren eines Prostomarudimentes. Vielfach ist der Gastrulamund überhaupt nur durch die Urmundrinne angedeutet (z. B. Kaninchen, Schwein, Katze).

Endlich kann sich der neurenterische Kanal nach Obliteration des Prostomas neu bilden oder wird überhaupt nicht gebildet.

Der Ort der ersten Anlage des Gastrulaknotens wird bei den Säugetieren nicht einheitlich, sondern bald central im Schilde, bald excentrisch, bald randständig am kaudalen Schildrande beschrieben.

Als die Stelle, an welcher später der Blastoporus oder das Blastoporusrudiment auftritt, ist er stets scharf charakterisiert. Diese Stelle liegt dann aber stets am vorderen Ende der Gastrularinne.

Bei randständiger Anlage des Knotens, wie sie z. B. für das Kaninchen übereinstimmend angegeben wird, muss der Knoten also ähnlich wie bei gewissen Reptilien sekundär durch kaudale Vergrösserung des Schildes in diesen einbezogen werden.

In der That unterscheidet Assheton (10) ausser dem ursprünglichen Schilde noch die durch den randständigen Knoten, später durch die Urmundrinne und ihre Lippen eingenommene „sekundäre Proliferationszone". Seine Figg. 3—7 erinnern sehr an die Fig. 3, Taf. I von Koelliker (× 76) und an meine Fig. 20 der I. Abt. und ergänzen die zwischen VIII 2 und VIII 3 bei meinen Hundeembryonen bestehende Lücke. Sie machen es wahrscheinlich, dass die an den kaudalen Schildrand grenzende Region der Keimblase gleichsam als eine Art Zuwachsstück Hand in Hand mit der linearen Vergrösserung der Urmundrinne in den Schild einbezogen wird.

Nach Lwoff (15) [a. a. O. S. 170] und seinen, wie es scheint, in neuerer Zeit sich mehrenden Anhängern besteht dagegen im Gegensatze zur beschriebenen phylogenetischen Bedeutung des Prostomas und neurenterischen Kanals das Typische in der Entwickelung der Wirbeltiere darin, „dass zum Teil durch Einfaltung, zum Teil durch Abspaltung vom dorsalen Ektoderm eine zusammenhängende Zellenplatte, die dorsale Zellplatte, sich bildet. Aus dieser dorsalen Platte entstehen die typischen Organe der Wirbeltiere: die Chorda und die Mesodermplatten. Unterhalb der dorsalen Platte bildet sich der Darm durch Auseinanderweichen oder Aufreihung der Entodermzellen".

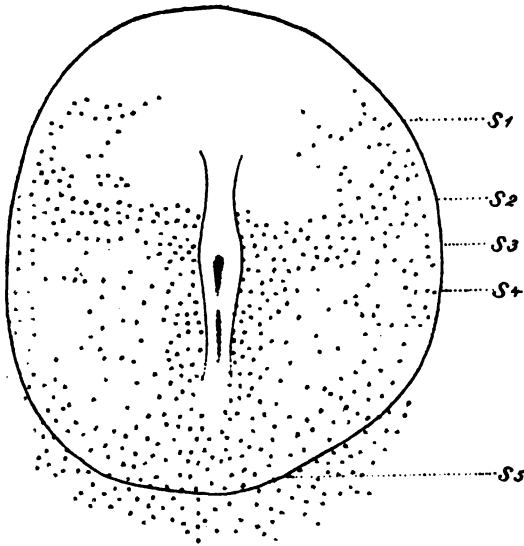
Es wird sich Gelegenheit finden, diese Lehre noch eingehender an passender Stelle zu würdigen.

Die

Ergebnisse der Querschnittserien durch die Embryonen der Suite VII und VIII

stützen meine eben geäusserten Auffassungen.

Die Querschnittserie von VII 1 enthüllt im Embryonalschilde weitergehende Differenzierungen, als sie das Flächenbild voraussetzen lässt. Vom Gastrulaknoten aus (Fig. 3, Taf. XVIII) legt sich,



Textfigur 1.

Rekonstruktionsbild von Schild VII 1. V.: $^{80}/_{1}$. Mesodermzellen roth.

im Flächenbilde noch nicht erkennbar, gleichzeitig in kaudaler Richtung die Urmundleiste an (Figg. 4 und 5), während sich kranialwärts die Urdarmanlage zwischen Ektoderm und Dotterplatt einschiebt (Fig. 2). Vom Knoten und der Urmundrinne aus beginnt sofort die Mesodermbildung. Genaue Maasse des Gastrulaknotens sind wegen dessen unsicherer Abgrenzung von den von ihm ausgehenden Bildungen nicht zu geben. Die Urmundrinne ist in diesem Schilde unterbrochen (Textfig. 1).

Eine sehr seichte, sich in der Mitte des Knotens einsenkende (durch die abgebildeten Schnitte nicht getroffene) Primitiv- oder Gastrulagrube lässt sich kaudalwärts etwa 100 μ weit verfolgen. Dann fehlt sie in einer Ausdehnung von 80 μ, tritt aber weiter kaudalwärts wieder als 120 μ lange Urmundrinne (Primitivrinne) auf.

Die Stelle, wo später der Urmund in den Urdarm führt, legt sich somit an diesem Präparate von vornherein getrennt von der übrigen Urmundrinne an.

Die Unterfläche des Gastrulaknotens und der Boden der Urmundrinne (der sogenannte Primitivstreif) ist hinter dem Knoten nur in der kurzen Ausdehnung von etwa 40 μ schon mit dem Dotterblatte verschmolzen. Im weiteren Verlaufe kaudalwärts bleibt er noch vom Dotterblatte getrennt und verliert sich flach, ohne den kaudalen Schildrand zu erreichen.

S. 5, Fig. 5 (Taf. XVIII), fällt durch das hinterste Ende der Urmundleiste.

Die Querschnitte durch die Urmundrinne machen den unverkennbaren Eindruck einer noch kurzen, sehr rudimentären Einfaltung des Ektoderms, und von diesem Protentoderm aus wird sofort Mesoderm produziert (Fig. 4).

Wo die Urmundrinne fehlt, findet sich nur eine schwache keilförmige, ebenfalls sofort Mesoderm bildende scheinbare Ektodermverdickung, die Urmundleiste.

Von der Vorderseite des Gastrulaknotens aus schiebt sich schon jetzt Protentoderm in Gestalt eines vom Ektoderm scharf getrennten, mit dem Dotterblatte aber schon mehr oder weniger innig verlöteten soliden „Kopffortsatzes" oder Urdarmstranges in einer Länge von 90 μ vor. Nach dem vom Schafe, dem Meerschweinchen, dem Kaninchen, der Fledermaus Bekannten darf angenommen werden, dass wohl auch beim Hunde die erste Anlage des Urdarmstranges erst sekundär mit dem Dotterblatte sich verbindet.

Der Urdarmstrang erreicht den vorderen Schildrand nicht (Fig. 1, Taf. XVIII). Sein spindelförmiger Querschnitt verbreitert sich nach vorne zu einer dem Dotterblatte dicht anliegenden Platte, unter der die flachen Querschnitte der Dotterblattzellen (Fig. 2) teilweise noch sehr deutlich abgrenzbar sind.

Vor diesem plattenförmigen Ende des Urdarmstranges zeigen die Zellen des Dotterblattes in der Achse des Schildes nahe dem vorderen Schildrand die bekannten Verhältnisse (Fig. 1).

Der, wie graphische Rekonstruktionen zeigen, kopfwärts spatelförmig verbreiterte und abgeflachte Urdarmstrang wölbt das Ektoderm des Schildes in Gestalt eines flachen und kurzen, im Querschnitte aber sehr deutlichen Wulstes, des dorsalen Urdarmwulstes, empor. Ich habe dies Verhältnis schon in Figg. 8 und 9 der Taf. V, S. II von einem etwas älteren Embryonalschild des Schafes abgebildet. Durch andere Autoren kennen wir die gleiche Erscheinung auch von anderen Amnioten.

In ähnlicher Weise wird auch das Dotterblatt vorübergehend in Form eines noch kurzen „ventralen Urdarmwulstes" gegen die Keimblasenhöhle vorgewölbt (Fig. 2, Taf. XVIII).

Noch liefert der Urdarmstrang im Gegensatze zum Protentoderm des Gastrulaknotens und der Urmundrinne kein Mesoderm.

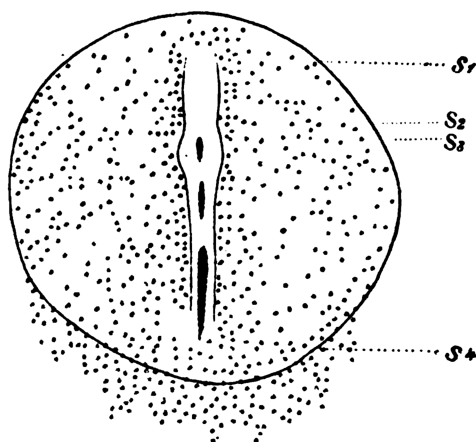
In dem Schilde VII 2 ist die Entwickelung der Urmundrinne und die Mesodermbildung, wie schon im Flächenbilde ersichtlich, weiter fortgeschritten (Textfig. 2).

Der noch immer solide Urdarmstrang läuft auch in dieser Serie kranial in eine bikonvexe Platte aus, deren vorderer Rand nun wieder axial mit dem Dotterblatte an seinem vorderen Ende verschmilzt (Fig. 6, Taf. XIX). An dieser Stelle zeigt das Dotterblatt in der Achse der Embryonalanlage von nun ab Veränderungen, die in der Folge als „Ergänzungsplatte des Urdarmes" gesondert beschrieben werden sollen.

Erst weiter hinten (Fig. 7, Taf. XIX) wird das Dotterblatt als selbständige Lage wieder abgrenzbar. Vom Ektoderm ist der ganze Urdarmstrang sowie seine plattenartige Verbreiterung durchweg getrennt.

Nun bilden beide, der solide Strang und sein plattenförmiges Ende im Gegensatze zum vorigen Schilde Mesoderm (Figg. 6 und 7).

Kaudalwärts zieht sich der Gastrulaknoten in die Urmundleiste aus (Fig. 9), die aber immerhin im Vergleich zur Urmund-



Textfigur 2.
Rekonstruktionsbild von Schild VII 2 V.: 80/1. Mesodermzellen roth.

leiste des Schildes VII 1 an Länge und Dicke zugenommen und den kaudalen Schildrand nahezu erreicht hat. Ein kaudaler Knoten des Primitivstreifs oder eine ventrale Urmundlippe ist weder bei VII 1 noch VII 2 angelegt. Die Unterfläche der Urmundleiste ist mit dem übrigens durchweg wohl abgrenzbaren Dotterblatte durch Mesoderm verlötet.

In den Gastrulaknoten dieses Schildes senkt sich eine noch sehr kurze und seichte seitlich etwas komprimierte Grube ein, die erste Spur des späteren Prostoma (Fig. 8). Der abgebildete Schnitt fällt durch deren vorderstes noch sehr seichtes Gebiet.

Die Urmundrinne ist auch in diesem Schilde nicht kontinuierlich (Textfigur 2). Etwas hinter dem Knoten folgt ein kurzes, von der Gastrulagrube getrenntes seichtes Rinnenstück. Von diesem wieder getrennt endlich findet sich der zweite und längste, etwa bis 40 μ Tiefe erreichende, dann rasch sich verflachende Rinnenabschnitt. Er erreicht jedoch das kaudale Ende der Urmundleiste nicht.

Auch in den im vorigen Schilde noch deutlichen, vor dem Urdarmstrang gelegenen, beim Hunde recht kleinen „mesodermfreien Bezirk" dringen nun schon Mesodermzellen vor.

In den Embryonalanlagen VIII1 bis VIII5 (Figg. 19 bis 23 der Tafel XXIV u. XXV meiner ersten Abhandlung) ist die dorsale Urmundlippe noch durchweg sehr deutlich. Nun erscheint aber auch ein „kaudaler Knoten des Primitifstreifs" oder die ventrale Urmundlippe.

Meine Untersuchungen am Schafe und Hunde haben gezeigt, dass Urmundleiste und Rinne sich im Gegensatze zu der noch immer vielfach vertretenen Anschauung in kraniokaudaler Richtung durch interstitielles Wachstum des Gastrulaknotens anlegen. Zuerst tritt der Primitiv-, Gastrula-, Hensensche oder kraniale Knoten des Primitivstreifs auf. Denkt man sich den hinteren Rand der Gastrulagrube nach hinten rinnenförmig ausgezogen, so wird der Boden dieser Rinne vom Protentoderm des Gastrulaknotens gebildet werden. Schwierigkeit macht bei dieser Auffassung nur die Thatsache, dass die Urmundrinne nicht immer einheitlich sondern, wie wir z. B. vom Schafe, Schweine, Hunde wissen, vielfach unterbrochen auftreten kann. Berücksichtigt man aber, dass der ganze Gastrulationsvorgang bei den höheren Säugetieren sehr rudimentär geworden ist, so wird man diesen Varianten keine allzugrosse Bedeutung beilegen.

Die ganze Urmundleiste und ihre dorsale und ventrale Lippe zeigt in den Embryonen dieser Suite unverkennbar epithelialen Bau und erscheint als Einfaltung oder kielförmige Verdickung

des Ektoderms. Ihre reichlichen Mitosen weisen auf interstitielles Wachstum hin.

In den Embryonen VIII 1—VIII 3 erreicht die Urmundleiste das Maximum ihrer absoluten Länge und die ventrale Urmundlippe übertrifft sehr bald die dorsale an Flächen-, teilweise auch wie z. B. in VIII 2 an Höhendurchmesser. Siehe die Figg. 19—23 der I. Abh.

Die Urmundrinne von VIII 1 ist schon im Flächenbilde ausserordentlich deutlich und zeichnet sich durch leichte Kerbung ihrer seitlichen Lippen aus. Die Urmundrinnen der übrigen Embryonen dieser Serie sind im Flächenbilde weniger scharf markiert.

Das vordere Ende der Urmundrinne führt bei VIII 1 als wohl entwickelter Blastoporus aus dem vorderen ältesten Teil der Urmundrinne durch den Rest der Urdarmhöhle in die Keimblasenhöhle. Bei den übrigen Embryonalanlagen ist der Blastoporus wieder durch eine längere oder kürzere rinnenlose Strecke von der Urmundrinne abgesetzt, die meist in der Mitte zwischen Blastoporus und ventraler Urmundlippe liegt.

Die Unterfläche der dorsalen Urmundlippe hängt bei allen geschnittenen Embryonen dieser Serie — VIII 4 wurde in toto aufgehoben — ohne Grenze mit dem Dotterblatt zusammen (Fig. 19, Taf. XXI).

Im Vergleiche zu VII 2 hat die dorsale Urmundlippe, das ist mit Sicherheit bestimmbar, in allen ihren Durchmessern beträchtlich zugenommen und die epitheliale Struktur (Fig. 19) kennzeichnet die Wand dieser in den Urdarm führenden Stelle der Urmundrinne sehr scharf.

Die Urmundleiste ist nur schwach entwickelt. An Stellen, wo die Urmundrinne besser entwickelt ist, fällt auch das von anderen Säugetieren, z. B. von mir beim Schafe beschriebene und auch beim Meerschweinchen sehr deutliche, epitheliale Gefüge der Rinnenwand im Gegensatze zu dem lockeren von ihr

produzierten Mesoderm auf. Kaudalwärts reduziert sich die Urmundleiste bis zur halben Höhe ihres dicht hinter der dorsalen Lippe gelegenen Gebietes.

Die im Flächenbilde gewöhnlich als „Primitivstreif“ beschriebene lineare Trübung in der Embryonalanlage ist somit durch zwei in der Litteratur nicht immer genügend unterschiedene Entwickelungsstadien bedingt.

Man hat zu unterscheiden:

1. Das in kaudaler Richtung rinnen- oder leistenartig ausgewachsene Protentoderm des Gastrulaknotens mit sofort anschliessender Mesodermbildung, die zunächst aber noch nicht mit dem darunterliegenden Dotterblatt zu verschmelzen braucht („Primitivstreifen“-Stadium), und

2. das Stadium, in welchem das Mesoderm in der Längsachse des Embryo mit dem Dotterblatte aufs engste sich verbindet. Dann hängen hier in der Längsachse des Embryo Protentoderm, Mesoderm und Dotterblatt zusammen („Achsenstrang“-stadium).

„Primitivstreifen“- und „Achsenstrangstadium“ können, wenngleich der Verschmelzungsprozess im ganzen unverkennbar in kraniokaudaler Richtung verläuft, in verschiedenen Strecken vorübergehend gleichzeitig nebeneinander bestehen, so z. B. in Figg. 20 und 21, Taf. XXI.

In einem und demselben Embryo ist das Mesoderm streckenweise schon mit dem Dotterblatte verbunden, an anderen Stellen aber noch nicht. Dass es sich in diesen Bildern nicht etwa um die Folge mechanischer Einwirkungen, etwa des Schneidens, handeln kann, geht wohl daraus hervor, dass das beschriebene Verhalten immer nur streckenweise auftritt, während die Folgen technischer Fehler doch in der ganzen Ausdehnung gleichmässig zum Ausdruck kommen müssten.

Der Zusammenhang des Achsenstranges mit dem Dotterblatte bleibt bis zur Entwickelung des Schwanzknotens oder Endwulstes (Koelliker) ein, wie es scheint, recht lockerer und löst sich dann leicht mit Ausnahme der Stelle, wo sich der Gastrulaknoten entwickelte, infolge technischer Behandlung in toto ab. Die stets scharfe Abgrenzung der Oberfläche des Dotterblattes gegen den Achsenstrang beweist, dass es sich nicht, wie früher vielfach angenommen wurde, an der Mesodermbildung beteiligt.

In der Urmundleiste und im Achsenstrange (Fig. 28, Taf. XXII) häufen sich nun die Mitosen. Ich habe z. B. in einem einzigen Querschnitte elf Mitosen zählen können.

Vor allem aber findet man sie in der Umgebung des Blastoporus und in der ventralen Urmundlippe. Sie tragen nicht nur zur Bildung des Urdarmes, des Mesoderms, sondern auch zum interstitiellen Längenwachstum der Urmundrinnenwand und des Achsenstranges, sowie zur Erhaltung des Zellbestandes in der dorsalen und ventralen Urmundlippe bei. Ohne derartige rege Teilungsvorgänge müsste ja das Zellmaterial der gesamten Urmundrinnenwand rasch durch Mesodermbildung verbraucht werden. Die Urmundrinnenwand müsste rasch verschwinden.

Der ursprünglich auch beim Hunde solid angelegte Urdarmstrang (Kopffortsatz) hat in den Embryonen der Gruppe VIII das bekannte Stadium seiner Kanalisierung und ventralen Eröffnung schon nahezu vollständig, bis auf einen kurzen, in die dorsale Urmundlippe übergehenden Abschnitt durchlaufen. Er ist somit schon zur Urdarmrinne geworden.

Ein Teil der Urdarmrinne ist auch schon zur sogenannten „Chordaplatte“, besser „Urdarmplatte“, aufgebogen. Die Chordaplatte beginnt sich erst in einem verhältnismässig beschränkten Gebiete und zwar zuerst in der Mitte des ganzen Urdarmrudimentes abzugliedern.

Lieberkühn (× 89) hat die im Urdarmstrang auftretende Höhle zuerst als „Chordahöhle“ bezeichnet. Diese Bezeichnung ist nun aber, nachdem wir, dank van Beneden, den morphologischen Wert des „Kopffortsatzes“ erkannt haben, unpräcise geworden. Nicht minder ungenau wird auch die Bezeichnung „Chordaplatte“ in der Litteratur gebraucht.

In der Regel wird unter dieser Bezeichnung das plattenförmige Dach des ventral eröffneten, zuerst rinnenförmigen, dann durch Aufbiegung der Rinnenränder zu einer flachen Platte umgewandelten „Kopffortsatzes“ oder der „Chordaanlage“ verstanden. Dabei wird aber nicht berücksichtigt, ob die Ränder dieser Platte noch Mesoderm produzieren oder nicht. So lange von der durch Aufbiegung der Urdarmrinne entstandenen Platte Mesoderm produziert wird, ist sie als Urdarmplatte stets scharf von der Chordaplatte zu unterscheiden. Denn niemals produziert die Chordaanlage bei Wirbeltieren, wie namentlich ein Vergleich mit den Embryonen der Anamnien lehrt, Mesoderm. Diese Leistung übernimmt stets nur die Urdarmwand.

Ausserdem geht die Urdarmplatte, aber niemals die Chordaplatte, nach hinten unter Vermittlung eines kurzen röhrenförmigen Urdarmstückes, in die dorsale Urdarmlippe über und hängt noch mit ihr zusammen.

Dies ist aber wichtig zur Kritik der Lehre Lwoffs (15), nach welcher die Chordaanlage direkt durch Umschlag aus dem Ektoderm hervorgehen soll. Seine Lehre ignoriert den morphologischen Wert des Urdarmstranges und sein Verhalten zum Prostoma. Die Wand des Urdarmstranges ist eben Protentoderm, nicht mehr eingestülptes Ektoderm, und die Chorda geht aus dessen Dach, also aus dem Protentoderm hervor.

Die Auffassung Lwoffs steht somit mit den Thatsachen in Widerspruch.

Ich selbst habe früher (S. I), so lange ich den Kopffortsatz nicht zu deuten wusste, von einer ektoblastogenen Entstehung der Chorda irrigerweise gesprochen. Diesen Irrtum korrigiere ich hiermit.

Lwoff leugnet (a. a. O. S. 169) jeden Zusammenhang der Anlage der Chorda und des Mesoderms mit der Gastrulation. Die Bildung beider schliesst aber bei allen Wirbeltieren in direkter Folge an die Gastrulation an und ohne die Gastrulation in direkte ursächliche Beziehung mit diesen Vorgängen zu bringen, kann ich nicht zu einem Verständnis der Mesoderm- und Chordabildung kommen. Man begreift da nicht, warum denn die Chorda nicht einfach durch Delamination eines Ektodermkieles in viel einfacherer Weise entsteht. Ebenso bleibt der ganze mit grosser Zähigkeit vererbte Prozess der Bildung des Urmundes, Urdarmes, der Bildung der Chorda aus der dorsalen Urdarmwand, die Bildung des Mesoderms aus deren Seitenteilen, die Einlagerung der Chorda ins Dotterblatt und das Auftreten der Ergänzungsplatte ein unlösbares Rätsel.

[Siehe auch Hatschek (33)].

Erst nachdem die Mesodermbildung von den Kanten der nun aus cylindrischen oder kubischen Zellen bestehenden Urdarmplatte aufgehört hat, und erst wenn deren Kanten zuerst in der Mitte der ganzen Länge des Urdarmrudimentes vom Mesoderm sich getrennt haben, darf man, streng genommen, von einer Chordaplatte reden. Unter Abflachung zu einer Zellenreihe und unter Verminderung der Zahl der sie in der Breite aufbauenden Zellen, nimmt sie, wie aus den sehr spärlichen Mitosen erhellt, weniger durch Zellvermehrung als durch Aufreihung ihrer Zellen zu einer langen schmalen Platte rasch an Länge zu und wird dem eröffneten Dotterblatte eingeschaltet.

Erst später, nachdem die verhältnismässig lange Zeit mit ihren Rändern mit dem Dotterblatte verwachsene Chordaplatte scheinbar einen Teil des Dotterblattes gebildet hat, beginnt ihre dorsale Abschnürung und hierbei tritt in ihr, wie ich schon für das Schaf (SH) ausführlich beschrieben habe, vorübergehend eine axiale Höhle auf, die man dann erst richtig als Chordahöhle bezeichnen darf.

Sie schwindet bald und dann ist die solide epitheliale Chorda dorsalis gebildet.

Über den Ort und die Art der ersten ventralen Eröffnung des Urdarmes beim Hunde kann ich keine Angaben machen. Es ist mir trotz vieler Mühe nicht geglückt, die betreffenden Entwickelungsstadien, die zweifellos zwischen VII 2 und VIII 2 liegen müssen, zu erhalten.

Ein Vergleich der Befunde an den Embryonen der Gruppe VIII mit dem von gleichweit entwickelten Embryonen des Meerschweinchens, des Kaninchens, des Schafes, der Fledermaus oder des Menschen Bekannten weist aber auf eine prinzipielle Übereinstimmung mit den in dieser Hinsicht bekannten Säugerembryonen in der ersten Anlage, Ausbildung und Umbildung des Urdarmrudimentes in die Urdarm- und Chordaplatte hin. Stets geht diese aus dem Dache des schon kanalisierten Urdarmes hervor.

Freilich zeigt meiner Erfahrung nach der ganze Vorgang selbst bei ein und derselben Species manche individuelle und auch kleine zeitliche Abweichungen.

Die übrigen am Urdarm zu berücksichtigenden Verhältnisse sind, von nebensächlichen Differenzen in der Länge der einzelnen Abschnitte abgesehen, im wesentlichen dieselben wie in Schild VIII 2. Die Beschreibung des Urdarmes beider Schilde kann somit zusammengefasst werden. Meine Schilderung bewegt sich von der dorsalen Urmundlippe ausgehend in kranialer Richtung.

In Schild VIII 2 besteht nur ein maximal etwa 50 μ tiefes, 8 μ breites und etwa 100 μ langes, von der Urdarmrinne abgesetztes Blastoporusrudiment.

Das kaudale Ende des Urdarmes zeigt in einzelnen Schnitten, so z. B. in Fig. 18, Taf. XXI, noch die Spuren vereinzelter in seiner Achse hintereinander liegender Lichtungen. Eine dorsale Kommunikation dieser reduzierten Urdarmhöhle mit dem Urmund (Fig. 19) findet sich nur in Gestalt sehr enger, teilweise sogar von einander getrennter Spalten. Ein wohl ausgebildeter typischer, durch den Urdarm in die Keimblasenhöhle führender Blastoporus liegt somit nicht vor. Es besteht nur das teilweise obliterierte (oder noch nicht eröffnete?) Rudiment eines solchen.

Wie aus Fig. 18 ersichtlich, liegen unter diesem Gebiete des Urdarmes noch einzelne Zellklumpen, die bekannten von anderen Säugetieren und auch vom Menschen vielfach abgebildeten Reste der ventral eröffneten Urdarmwand und vielleicht auch des Dotterblattes (Plaque lecithoéntérique van Benedens). Der am meisten kranialwärts gelegene Zellkomplex hängt mit einer auf drei Schnitten deutlichen kurzen, etwa 30 μ langen, nach der Keimblasenhöhle zu kielförmig zugeschärften Urdarmstrecke zusammen (Fig. 17).

In diesen Kiel springt von der Seite her eine in der Figur durch einen Pfeil markierte sehr enge Spalte ein. Sie verbreitet sich kranialwärts sehr rasch und verflacht sich dann vollkommen, während der sie begrenzende Kiel sich gleichzeitig in eine ventral schwach konvexe Zellenplatte mit alternierend gestellten Kernen umwandelt (Fig. 16). Der Urdarm von VIII 2 ist also weiter eröffnet und seine kaudale noch kanalisierte Strecke ist kürzer als in VIII 1.

Nach vier Schnitten geht dies zur Platte aufgehobene und ins Dotterblatt eingelagerte Stück in eine 530 μ lange Urdarmplatte über. Entweder vollkommen plan oder durch den Boden der Rückenfurche etwas ventral eingebuchtet, besteht sie nur

mehr aus einer einzigen Reihe von 11—13 Zellen, deren Kerne sich etwas intensiver färben als die Kerne der Dotterblattzellen (Fig. 15, Taf. XXI). Urdarmplatte und Dotterblatt hängen nun ohne jede nachweisbare Grenze, abgesehen von dem Unterschiede in der Färbung ihrer Zellkerne, zusammen.

Noch weiter kranial verdickt sich die Urdarmplatte abermals auf eine kurze Strecke unter alternierender Kernstellung genau so, wie es die Figur 17 von dem schon beschriebenen Abschnitte zeigt. In diesem Verhalten liegt möglicherweise eine Andeutung, dass der Urdarm von zwei hintereinander gelegenen Stellen aus ventral eröffnet wurde. Dann stehen die Kerne der Urdarmplatte in einer Ausdehnung ca. 40 μ wieder einreihig.

Etwa in der Mitte der Länge der Urdarmplatte (Fig. 14) beginnt sich in VIII 2 das Mesoderm rechts von dem Rande der Urdarmplatte zu lösen. In der Mitte der Gesamtlänge des Urdarmes entsteht somit zuerst die in VIII 1, noch nicht angelegte Chordaplatte aus der Urdarmplatte oder dem Dache des Urdarmes.

Hinter der dorsalen Urmundlippe von Schild VIII 3 finden sich zwei tiefe, durch eine schon bei Flächenansicht deutliche Substanzbrücke getrennte Vertiefungen. Die vordere kleinere entspricht, wie sich zeigen wird, dem Blastoporus. Die hintere grössere von diesem getrennte bildet das tiefste vordere Ende der Urmundrinne.

Fig. 29, Taf. XXII, zeigt das tief einspringende Ende der Urmundrinne im Querschnitte. Eine quere Zellenbrücke scheidet den Blindsack in einen oberen trichterförmigen und einen unteren kolbenartig erweiterten Teil.

In den nächsten kranialwärts folgenden Schnitten verflacht sich die Urmundrinne sehr rasch (Fig. 28). Dann folgt weiter kopfwärts der durch eine solide Strecke vom unteren Ende der Urmundrinne abgesetzte und sehr enge durchgängige Teil des

Blastoporus (Fig. 27). Er entsendet seitlich symmetrische sehr kurze und enge horizontale Spalten. Schon auf dem nächsten Schnitte weiter kranial (Fig. 26) wird die untere Urdarmwand durch eine mit dem Scheitel dorsal gerichtete dreieckige Spalte eröffnet.

Es besteht somit auch in diesem Schilde ein durchgängiger, in die Keimblasenhöhle führender Blastoporus.

Der Urdarm ist nun bis an die dorsale Urdarmlippe ventral eröffnet. Seine dorsale Wand geht in diese über.

Weiter kranial (Fig. 25) besteht eine weit eröffnete rinnenförmige Strecke, deren rechter Rand hakenartig ventral eingebogen noch einen Rest der Urdarmhöhle umschliesst. Ähnliche Bilder sind auch von anderen Säugetieren bekannt. Ein Vergleich zeigt, dass Fig. 17, Taf. XXI vom VIII 2 und Fig. 25, Taf. XXII vom VIII 3 in einem und demselben Embryonalgebiete liegen. Es muss somit die Figur 25 aus der Figur 17 durch eine mit gleichzeitiger Breitenzunahme verbundene Aufbiegung der ventral eröffneten Urdarmes hergeleitet werden.

In dem nächsten Schnitte ist die ventral und schief nach vorne vorspringende Kante der Urdarmrinne durch das Messer abgekappt und liegt ohne Zusammenhang unter der weiter aufgebogenen und ventral konvexen Urdarmplatte.

Diese enthält zunächst zwei Kernreihen; dann stellen sich ihre Kerne alternierend und reduzieren sich schliesslich auf eine einzige Reihe (Fig 24, Taf. XXII). Gleichzeitig verschmälert sich die Breite der Urdarmplatte nach vorne um etwa ein Drittel ihrer ursprünglichen Breite. Ihre Flanken produzieren Mesoderm. Eine scharfe Abgrenzung vom Dotterblatt ist nicht möglich.

Noch weiter kranialwärts wechseln Stellen, an denen Chordaplatte vorliegt mit solchen, an denen noch Urdarmplatte besteht. Die Chordaplatte bildet sich also nicht in kontinuierlicher Weise,

sondern durch Konfluenz hintereinander abgegliederter Stücke. Irgend eine Beziehung zur später auftretenden Segmentierung des Embryo ist aber dabei nicht nachweisbar. Das Mesoderm liegt nun (Fig. 23, Taf. XXII) beiderseits frei im Winkel zwischen der Chordaplatte, dem Boden der Rückenfurche und dem Dotterblatt.

Die ganze Strecke, in welcher sich in dieser Serie die Umwandlung der Urdarmplatte in Chordaplatte eben vollzieht, liegt in der Mitte der Urdarmlänge, da wo sich später die Abgliederung der ersten Urwirbel vollzieht und hat eine Länge von etwa 630 μ.

Nach vorne läuft die Chordaplatte sich abermals etwas verbreiternd in eine ca. 250 μ lange Urdarmplatte aus. Diese zeigt dieselben Verhältnisse wie sie in Fig. 24 vom hinteren Gebiete des Urdarmes abgebildet sind. Sie enthält wieder alternierend gestellte Kerne und bildet an den Rändern Mesoderm.

Den schlitzförmigen sich kaudal etwas erweiternden Blastoporus von VIII 4 zeigt die Figur 30 bei 240facher Vergrösserung im Flächenbilde. An dem in toto aufbewahrten Schilde scheint der Blastoporus in die Keimblasenhöhle zu führen. Ich wage aber, da in solchen Fragen nur die Serie einen sicheren Einblick erlaubt, kein entscheidendes Urteil.

Das Blastoporusrudiment von VIII 5, Fig. 36, Taf. XXII, entsendet seitlich zwei horizontal gestellte divertikelartige Urdarmspalten ins Mesoderm, eine rechte weitere und linke engere. Zwischen die beiden Schenkel dieser das hintere Ende der Urdarmhöhle bildenden Spalten schiebt sich von unten her die ventrale Wand des Urdarmes in sehr kurzer Strecke wie ein Keil mit dorsaler Spitze ein. Dieser vom Meerschweinchen, der Fledermaus, dem Schweine u. a. Säugetieren bekannte „Dotter"- oder besser „Protentodermpropf" findet sich also auch beim Hunde. Seine fein granulierte Kuppe enthält auffallenderweise keine Zellkerne. In den weiter kranialwärts gelegenen Schnitten finden sich dann

zwei von einander getrennte Spalten, eine obere senkrechte und eine untere horizontale. Ein durchgängiger mit der Keimblasenhöhle kommunizierender Blastoporus besteht nicht. Die ventrale Eröffnung des Urdarms, dorsaler Urdarmwulst und Rückenkante präsentieren sich fast genau so wie in Fig. 17 u. 18 vom VIII 2, Taf. XXI. Ich kann deshalb auf deren Abbildung verzichten.

Die Urdarmplatte hat eine Länge von 590 μ erreicht. Sie verringert ihre Breite kranialwärts von 24 Zellen auf 16 und schliesslich nur auf 8 Zellen.

Die Chordaplatte ist in diesem Embryo noch auffallend kurz und nur wenige Zellen breit. Sie fügt sich nun nachdem sie noch eine Zeitlang durch die mehr kubische Form ihrer Zellen von den flachen Zellenquerschnitten des Dotterblattes unterscheidbar war, im weiteren Verlaufe dem Dotterblatte so innig ein, dass sie an dieser Strecke als ursprünglich selbständige Bildung bis zu ihrer späteren Abschnürung nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 34, Taf. XXIII).

Das vordere Stück der Urdarmplatten sämtlicher Embryonen der Serie VIII verliert sich kranial in das vordere Ergänzungsstück oder die Ergänzungsplatte des Urdarmes.

Weitere Veränderungen des Blastoporus und der Urmundrinne.

Die weiteren Schicksale des Blastoporus und der Urmundrinne, sowie ihrer dorsalen und ventralen Lippe, sollen zuerst im Flächenbilde und dann nach dem Befunde in den Schnittserien besprochen werden. Sehr bald nach Abgliederung des ersten Urwirbelpaares verschwindet der schon in den Embryonen VIII 4 und namentlich VIII 5 zu einer ziemlich langen schmalen Spalte nach hinten ausgezogene Blastoporus. Wenigstens habe ich keine Spur desselben an dem Embryo mit sechs Urwirbel

paaren weder im Flächenbilde noch in der Schnittserie gefunden. Dasselbe gilt für alle von mir untersuchten älteren Embryonen. Wenn also beim Hunde in späteren Entwickelungsstadien, als die von mir in toto auf Taf. I abgebildeten sind, ein neurenterischer Kanal das Ende des Medullarrohres mit dem Darme verbinden sollte, was ich nach dem negativen Resultate meiner eigenen Untersuchungen an einigen älteren Hundeembryonen (vom Alter der Fig. 41 und 42 in Bischoffs Abhandlung) für sehr unwahrscheinlich halten muss, so ist er nicht durch den kaudal verschobenen Blastoporus und dessen Einbeziehung in den Boden des Medullarrohres entstanden, sondern er hat sich neugebildet.

Der Blastoporus des Hundes besteht somit in guter Ausbildung oder als Rudiment nur kurze Zeit. Er bildet entweder wie in VIII 1 das vordere in den Urdarm führende Ende der Urmundrinne oder ist von dieser mehr oder weniger deutlich abgesetzt, wie ich das auch vom Schafe beschrieben habe. Andeutungen dieses Verhaltens giebt auch Keibel beim Schweine (Fig. 2 Taf. I und Fig. 3 Taf. II des ersten Abschnittes seiner Arbeit).

Zuerst von mehr trichterförmiger Gestalt verlängert sich der Blastoporus des Hundes dann kaudal schlitzförmig (Fig. 30, Taf. XIX) und verschwindet dann, wie es scheint, durch Verklebung seiner Wände definitiv.

Das Protentoderm unter der dorsalen Urmundlippe (und seine ektodermale Umgebung) sowie der Gastrularinne ist auch in diesen Stadien noch sehr reich an Mitosen und erweist sich wie die vielfach von Mitosen strotzende ventrale Urmundlippe als ausgiebige Produktionsstätte des Mesoderms und des den Urdarm aufbauenden Protentoderms. Auch in diesem nachweisbare, wenn auch stets minder zahlreiche Mitosen beweisen, dass der Urdarmstrang nicht allein vom Urmund, respektive Blastoporus aus, sondern auch durch selbständige

interstitielle Vermehrung seiner Zellen weiter wächst. Freilich vermisst man in einem oder dem anderen Embryo einer Serie oft die Mitosen an diesen Stellen, während sie in einem anderen sehr zahlreich sind. Ihr Vorhandensein beweist aber mehr als ihr Fehlen. Wissen wir ja doch, dass alle Zellteilungen mehr oder weniger schubweise und an ganzen Zellkomplexen sich gleichzeitig vollziehen, und dass diesen Teilungsperioden wieder Ruheperioden folgen.

Gleichzeitig mit dem Blastoporus schwindet auch allmählich die dorsale Urmundlippe als vollständig abgrenzbare Bildung. Sie wird allmählich zusamt dem angrenzenden Teil des Achsenstranges in den Endwulst oder Schwanzknoten umgebildet. Der Achsenstrang selbst verkürzt sich, wie ein Vergleich der Flächenbilder der Tafel XXXIV/XXXV, H_1 lehrt, kontinuierlich und geht in dem an Länge, Höhe und Breite zunehmenden Schwanzknoten auf. Auf dessen kaudaler Abdachung erhalten sich noch relativ lange die Reste der mehr und mehr verschwindenden Urmundrinne und es bildet sich gleichzeitig die Kloakenhaut aus. (Fig. III, V, VII, VIII, Taf. XVI/XVII.)

Etwas länger als der Blastoporus besteht aber noch die Tendenz einer kaudalen Verlängerung der Urdarmhöhle.

Bei noch offenem Blastoporus lief die Urdarmrinne nach hinten in dessen Wand aus. Nach Verschluss des Blastoporus aber findet man, wie Lieberkühn (× 89) und Keibel (× 70) beim Meerschweinchen und Strahl (× 129) beim Kaninchen gezeigt haben, noch Spuren eines Übergreifens der Urdarmhöhle nach hinten über die ursprünglich vom Blastoporus eingenommene Stelle hinaus. Diese Verlängerung der Urdarmhöhle kann dann auch noch streckenweise ventral eröffnet werden.

Aber diese Eröffnung macht vielfach früher Halt als die Kanalisierung. Dann führt die nach hinten verlängerte Urdarm-

rinne in einen kürzeren oder längeren kaudal gerichteten Blindsack, in die kaudale Urdarmtasche (hintere Chordatasche Selenkas).

Es wurde das vielfach bisher so ausgedrückt, dass der „Chordakanal" sich in den „Primitivstreifen" hinein fortsetzt.

Ich selbst habe Ähnliches vom Schafe beschrieben. Auch beim Hunde finden sich Spuren dieses Vorganges, welche zeigen, dass die Bildung einer Urdarm- oder Chordaplatte, wenn auch nur rudimentär und individuell wechselnd, bei allen Säugetieren kaudalwärts weitergreift. Bei Hundeembryonen mit 9—10 Urwirbelpaaren fand ich im vorderen Teile des Achsenstranges Urdarmhöhlenrudimente in Gestalt kleiner axial hintereinander liegender allseitig abgeschlossener Höhlen (Fig. 51, Taf. XXVII). Hierher gehört meiner Meinung auch das von Keibel (× 72) gegebene Bild aus dem vorderen Ende des letzten Drittels des Primitivstreifs vom Schwein. Es schlägt sich hier nicht der Entoblast in den Mesoblast um, wie Keibel annimmt, sondern die Eröffnung des Dotterblattes und die Kanalisierung des hinteren Urdarmrudimentes ist hier abnorm weit nach hinten vorgeschritten und führt zu Bildern, wie wir sie weiter vorne von der Urdarmrinne als Regel kennen. Einen Umschlag des Dotterblattes ins Mesoderm im Sinne der Mesodermbildung vom Dottersack aus giebt es, wie bei der Schilderung der Mesodermbildung gezeigt werden soll, im ganzen Bereiche der Urmundrinne und des Urdarmes nicht.

Man wird die Kanalisierung, ventrale Eröffnung und die mitunter bemerkbaren dorsal gerichteten spaltartigen Schenkel der Urdarmhöhle mit der Verschiebung des Blastoporus in kaudaler Richtung in Zusammenhang bringen dürfen. Je rascher, der Blastoporus schwindet oder je rudimentärer er sich anlegt, um so rudimentärer wird auch in der Regel der beschriebene Vorgang werden müssen.

Inwieweit das Prostoma der Säugetiere Beziehungen zu dem „Umschlagsrand“ des Keimes der Meroblastier hat, und ob von diesem noch Reste bei den Säugetieren nachzuweisen sind, ist, so lange wir über die Entwickelung von Echidna und Ornithorhynchus nicht besser unterrichtet sind, zur Zeit eine indiskutable Frage. Meiner Meinung nach ist bei den holoblastischen Säugern keine Spur vom Umschlagsrande mehr vorhanden und nur die Urmundrinne allein kann als Prostoma, respektive deren vorderes Ende als Blastoporus betrachtet werden (van Beneden, K. Rabl, O. Hertwig, Will, Wenckebach, Mehnert u. a.).

War es schon in früheren Stadien schwer, im Achsenstrang Protentoderm und Mesoderm zu unterscheiden, so wird das in späteren Stadien im Schwanzknoten geradezu unmöglich. Auch das Ektoderm ist dann zeitweise nicht als gesonderte Schicht abgrenzbar. v. Kupffer (8a) hat den Schwanzknoten mit Recht als Teloblasten bezeichnet und betont, dass aus seinem indifferenten Zellenmaterial Centralnervensystem, Urwirbelplatten und Chorda Zuwachs erhalten.

Die Chorda entsteht aus dem Schwanzknoten, wie ich das seiner Zeit schon vom Schafe und andere von anderen Tieren beschrieben haben, durch Abgliederung eines axialen Stranges (Figg. 46, Taf. XXIV, 50 und 56, Taf. XXVI/XXVII). (Primitivstreifenteil der Chorda anderer Autoren.)

Unter diesem Teil der Chordaanlage ist und bleibt das Dotterblatt geschlossen.

Die Medullarplatte differenziert sich aus den axial gelegenen oberflächlichen zwei bis drei Zellschichten. Dies scheint aber nicht in continuo zu geschehen, sondern es kann dabei stellenweise ein keilförmigen Fortsatz der „Chordazellen“ sich zwischen die Zellen der Medullarrinne von unten her einschieben.

Das in Fig. 55, Taf. XXVI von einem Embryo der Serie XI mit etwa 12 Urwirbelpaaren abgebildete Verhalten fand sich in

drei aufeinander folgenden Schnitten. Niemals erstrecken sich diese Keile über grössere Strecken.

Solche „Medullarspalten" kennen wir vom Meerschweinchen (Lieberkühn [16], Keibel [5, S. 142]), vom Kaninchen (Koelliker [17], Keibel), vom Schwein (Keibel [5]). Sie finden sich meiner Erfahrung nach immer in der Nähe des Übergangsstückes des Teloblasten in seine Differenzierungsprodukte nämlich in die Medullarplatte und die „Chordaanlage", die vielleicht wegen der in ihr mitunter beobachteten Höhlen und Spalten richtiger als „hinteres Ergänzungsstück" des Urdarmes zu bezeichnen wäre. Die Verhältnisse liegen eben bei den Säugetieren viel weniger übersichtlich, als bei den Reptilien und es ist nahezu unmöglich, teils wegen mangelnder Differenzierung, teils wegen zeitlicher Verschiebungen in ihrem Auftreten, die einzelnen Primitivorgane an diesem gänzlich reduzierten Gebiete des Urdarmes zu unterscheiden.

Im übrigen finde ich auch die berührten Verhältnisse sehr inkonstant. Ich habe bei manchen Embryonen, die ihrer Entwickelung nach Medullarspalten voraussetzen liessen, vergeblich nach solchen gesucht und kann dem Vorkommen derselben überhaupt nur eine ganz untergeordnete Bedeutung zuerkennen.

So halte ich es, ohne die Konkrescenzlehre hier im einzelnen und erschöpfend erörtern zu wollen, nicht für richtig, wenn Keibel (5) (a. a. O. S. 143) mit His und auch mit Roux, Rauber, Minot, O. Hertwig u. a. in dieser Medullarspalte oder in der Rückenfurche dem Ausdruck einer ventralen Medullarnaht sehen und aus diesen Bildungen auf eine paarige Anlage des Gehirnes und Rückenmarkes schliessen [1]).

[1]) Auch mit den experimentellen Ergebnissen von Kopsch (34) am Hühnerschild vermag ich meine Befunde nicht zu vereinigen und bemerke, dass mir ein Stichexperiment, bei welchem nicht kontrolliert wurde, wie tief der Stich eingedrungen war und ob er nur das oberste oder auch die beiden

Ich trete vielmehr vollkommen den von Keibel bestrittenen Ausführungen v. Kupffers (8 f) bei und begreife nicht, wie es bei dem vor dem Prostoma von Anfang an einheitlich angelegten Abschnitte der Medullarplatte zu einer ventralen Naht kommen soll. Die mitunter noch im Boden der Medullarfurche vorhandenen Reste der Rückenfurche dürfen nicht mit Nahtbildungen verwechselt werden. Spuren solcher Nahtbildungen müssten sich doch in irgend einem Stadium auch in den Querschnitten nachweisen lassen. Dies ist aber niemals der Fall. (Vergleiche die einschlägigen Querschnittsbilder.)

Keibel hat sich durch den Embryonalschild eines Schweines, der vom „Primitivstreif" nahezu vollkommen durchzogen war, zu irrigen Konsequenzen verführen lassen. Ich muss es Keibel überlassen, an einem grösseren Material den zwingenden Beweis zu führen, dass in einem bestimmten Stadium die Primitivrinne stets eine derartig abnorme Ausdehnung zeigt und nahezu bis zum vorderen Schildrande reicht. Jeder, der eine grössere Anzahl von Vogel- und Säugetierschilden untersucht hat, kennt die sehr wechselnde Länge des Primitivstreifs bei sonst gleicher Entwickelung der Keime. Ich selbst kenne Schilde vom Hühnchen, in denen die Primitivrinne auffallend weit nach vorne reicht.

Aber ich halte es für verfehlt, diese Befunde als eine Stütze für die Konkrescenztheorie zu verwenden und anzunehmen, „dass (a. a. O. S. 144) das Primitivstreifengebiet ursprünglich bis in die Anlage des Gehirnes hinein gereicht hat," und dass also auch in der Medullarfurche eine ventrale Naht vorliegen müsse. Schon das sehr frühe Vorhandensein der unpaaren Ergänzungsplatte spricht nachdrücklich gegen eine solche Annahme.

---

anderen Keimblätter verletzt hat, wenig zu beweisen scheint. Es sind je nach der Tiefe des Stiches und der Menge der abgetöteten Zellen sehr verschiedene sekundäre Verschiebungen denkbar.

Das mitunter, wie ich zugebe, relativ sehr kurze, vor der dorsalen Urmundlippe gelegene Embryonalgebiet, in welches sich vom Gastrulaknoten aus der unpaare, ursprünglich solide Urdarmstrang vorschiebt, gewinnt, wie weiter unten gezeigt werden soll, nachträglich auch nach vorne an Umfang, während die Urmundrinne gleichzeitig nach hinten noch an Länge zunimmt.

Vor dem Prostoma, das kann doch von niemanden bestritten werden, und wird auch durch meine Befunde am Schafe und Hunde erhärtet, legt sich stets eine einheitliche Rücken- und dann die ebenso einheitliche Medullarplatte und Medullarfurche an.

Nach Verschluss des Blastoporus gewinnt der seiner Struktur nach durchaus einheitliche, keine Spur einer Verwachsung aus bilateralen Hälften zeigende Schwanzknoten oder Teloblast in kaudaler Richtung mehr und mehr an Umfang. Aus seinem Zellmaterial erhält dann die schon angelegte einheitliche Medullarplatte kontinuierlichen Zuwachs und aus ihm ergänzen sich die Achsenorgane nach hinten. Ich kann somit O. Hertwig nicht beipflichten, der den Schwanz aus einer paarigen Anlage hervorgehen lässt. Ob und inwieweit „Primitivstreif", d. h. Urmundrinnenwand in den Teloblast einbezogen wird, ist schwer zu bestimmen. Zur Zeit der Ausbildung des Teloblasts ist aber (Figg. I und III) die ganze Urmundrinne schon so reduziert, dass dieser Zuwachs als ein ganz nebensächlicher bezeichnet werden muss.

Missbildungen oder teratologische zur Vergrösserung des Urmundes und zur Spaltung der Medullarplatte führende Experimente können meiner Meinung nach nicht als Stützen der Verwachsungstheorie herangezogen werden.

So handelt es sich z. B. bei den von O. Hertwig (18) beschriebenen Froschembryonen nicht um eine Hemmungsbildung, nicht um den angeblich in ganzer Ausdehnung offen gebliebenen

Urmund, sondern vielmehr um eine Berstung des Keimes infolge gequollener Dottermassen. (A. Gurwitsch.)

Eine abnorme Erweiterung des Urmundes wird natürlich auch zur Auseinanderzerrung oder Spaltung der angrenzenden Region der Medullarplatte, der Urdarmplatte und des Teloblasts führen können. Dass dieser dann nach seiner Spaltung die Medullarplatte in paariger Anlage liefert, ist natürlich.

Aus alledem darf aber doch nicht mit O. Hertwig geschlossen werden, dass sich der Urdarm und die Medullarplatte normalerweise durch Verwachsung von paarigen Anlagen bilden. Dasselbe gilt für die Chorda.

Das hat auch C. Rabl (35) schon bei Besprechung des Urmundverschlusses beim Amphioxus in dem Vorwort zur Theorie des Mesoderms gegen O. Hertwig betont.

Auch meine Befunde an Säugetieren führen mich immer und immer zu denselben Ergebnissen.

Konkrescenz findet sich nur im Bereiche des Blastoporus; ob sie sich bei Säugetieren auch im Bereiche der Urmundrinne findet, erscheint sehr fraglich; in dem vor der dorsalen Urmundlippe gelegenen Gebiete giebt es keine Konkrescenz.

Aber selbst das zeitweise Bestehen einer solchen für das ganze Urmundgebiet zugegeben, ist sie als Stütze für die Verwachsungstheorie bei normaler Entwickelung ohne jeden Belang, da die Urmundrinne durch den an Umfang zunehmenden vollkommen unpaaren Schwanzknoten oder Telobast in kaudaler Richtung auf ein Minimum reduziert oder vollkommen verwischt wird.

Die Art wie sich die Medullarplatte aus den oberflächlichen Zellen des Teloblasts nach hinten ergänzt, ist ohne weiteres aus den Figg. 47, Taf. XXIV; 51, 52, 57, Taf. XXVI/XXVII ersichtlich.

Bei Embryonen mit 8—10 Wirbelpaaren, also beim Hunde relativ spät, tritt nahe dem hinteren Ende des Urmundrinnenrestes eine sehr deutliche

Kloakenhaut

von etwa 150 μ Länge auf (Figg. 48, Taf. XXIV und 53, Taf. XXVII). In den Embryonen der Suite VIII fehlt noch jede Spur derselben.

In der bekannten Weise löst sich das Mesoderm rings um eine längliche Ektodermverdickung ab, deren untere Fläche durch eine feine Spalte von einer ihr kongruenten Verdickung des Entoderms getrennt ist.

Hinter der Kloakenhaut finde ich stets noch einen seichten sehr kurzen Rest der Urmundrinne. Dann folgt die ventrale Urmundlippe (Figg. 49, Taf. XXIV und 54, Taf. XXVII).

Einen der Bildung der Kloakenhaut vorangehenden Ektoderm und Entoderm verbindenden Epithelstrang wie beim Schafe (oder Kaninchen) habe ich beim Hunde nicht finden können.

Der Ort der Entstehung der Kloakenhaut am Ende der Urmundrinne oder etwas vor diesem, ist meiner Meinung nach gleichgültig, da der ganze Rest der Urmundrinne schliesslich entweder in der an Grösse zunehmenden Kloakenhaut oder der ventralen Urmundlippe aufgeht.

Die ventrale Urmundlippe hat im Vergleich mit der Serie VIII an Breite etwas, an Höhe nur unbedeutend in den Embryonen der Serie X zugenommen. An ihrer hinteren Abdachung sind Ektoderm, Mesoderm und Dotterblatt deutlich von einander abgrenzbar (Fig. 49, Taf. XXIV).

Die ventrale Urmundlippe enthält sehr zahlreiche sich intensiv färbende Tröpfchen von verschiedener Grösse (Fig. 49 und 54). Sie kommen auch in dem angrenzenden Stück der Kloakenhaut oder in deren ganzer Ausdehnung vor (Fig. 53). Ich will sie

chromatophile Körner nennen, eine Bezeichnung, die nichts über ihre Bedeutung präjudiziert. Möglicherweise handelt es sich um die gleichen oder ähnliche Körner, wie sie Bataillon in den Blastomeren von Leuciscus jaculus gefunden hat (die betreffende Arbeit war mir leider nicht zugänglich). Die chromaphilen Körner habe ich auch schon beim Schafe in der Kloakenhaut und ihrer Umgebung abgebildet (S. II, Fig. 21, Taf. III). Strahl hat sie in der Wand des Augenbechers u. a. Autoren haben sie nebenbei von anderen Organanlagen beschrieben. Stets fanden sie sich an Stellen, wo zahlreiche Mitosen unverkennbar eine rege Wachstumsenergie durch Zellteilung markieren und sie dürfen wohl als Ausdruck lebhaften Stoffumsatzes betrachtet werden. Wir werden diesen chromatophilen Körnern noch anderweitig unter den gleichen Verhältnissen begegnen.

In X5 ist hinter der Kloakenhaut die ventrale Urmundlippe nur noch in ihrem axialen Teile erkennbar. Ihre seitliche und hintere Cirkumferenz wird durch die tief einspringende kaudale Cölomnische in das dicke nach aussen unebene parietale Mesoderm der Schwanzkappe des Amnion und in das viscerale Dottersackmesoderm gespalten, dessen proximaler, ebenfalls verdickter und unebener Teil in der Folge die Mesodermhülle der Allantois liefert (Fig. 54, Taf. XXVII).

Das weitere Verhalten zeigt Fig. 56, Taf. XXVI von einem Embryo mit 16 Urwirbelpaaren. Der Schnitt fällt durch die beiden Zellschichten des Amnion. Das verdickte Mesoderm der Amnionwurzel am Schwanzende ist nun verdünnt, seine Oberfläche glatt. Zahlreiche an dieser Stelle befindliche Mitosen markieren diese Region als Zuwachsstätte für die Mesodermzellen des Amnios.

Das die Allantoisanlage überkleidende viscerale Mesoderm ist sehr dick und verdünnt sich erst am Rande der Allantoistasche zum Dottersackmesoderm. Das von der ventralen Urmundlippe gelieferte Mesoderm wird somit zur Bildung der parietalen und visceralen Mesodermwand der kaudalen Cölom-

nische verbraucht und die ventrale Urmundlippe verschwindet mit der Anlage dieser beiden Mesodermlamellen allmählich.

Mit der letzten Spur der Urmundrinne und ihrer beiden Lippen verschwindet auch jede Andeutung an den Gastrulationsprozess. Dieses Verschwinden geschieht nicht durch Verwachsung. Niemals finden sich dabei die geringsten Spuren einer Naht, sondern die Urmundrinne verflacht sich und geht im Schwanzknoten auf.

Will (13a) nimmt nach Abbildungen vom Schweine nach Keibel (4 Fig. 21 und 23) und vom Menschen nach Graf Spee (X 120)] auch für die Primitivrinne der Säuger das Bestehen eines Randfeldes und eines Mittelfeldes wie bei den Reptilien an. Ich habe beim Hunde, wie die Querschnitte durch meine Hundeembryonen zeigen, nur den sehr rudimentären Entodermpfropf, also Reste des Mittelfeldes, aber keine Scheidung der Zellen der seitlichen Urmundlippen in die Randzone finden können. Das beweist, die Richtigkeit der Willschen Schilderung vorausgesetzt, dass die Urmundrinne des Hundes eine in hohem Grade rudimentäre Bildung darstellt. Der „Primitivstreif" der Amnioten ist nach Will kein einheitliches morphologisches Ganzes, sondern homolog dem Dotterpfropf und den Urmundlippen der Anamnien (a. a. O. S. 76). Ich stimme dieser Deutung auf Grund meiner Untersuchungen für den vordersten Teil der Urmundrinne zu. Die bei Reptilien ebenfalls vorkommenden Medullarspalten führt Will auf bestehen gebliebene Reste des Mittelfeldes am Boden der Medullarplatte zurück. Ich halte diese Stellen wegen der in ihnen häufig zu beobachtenden Lichtungen, für Reste der hinteren Urdarmrudimentes.

Ein Vergleich der Lage der Gastrulagrube und des später an ihrer Stelle auftretenden Blastoporus in den Embryonen der Serien VII—IX 1 beweist, dass man, worauf man auch schon wiederholt von anderer Seite mit Recht hingewiesen hat, die Lage des Blastoporus nicht als feststehende Grenzmarke be-

trachten darf, wie das noch vielfach geschieht. Aus meiner Schilderung geht hervor, dass das vor der Gastrulagrube gelegene ursprünglich sehr kleine Schildgebiet sicher auf Kosten der Urmundrinne nach hinten zunimmt. Es gewinnt aber auch nach vorne durch interstitielles Wachstum (Vermehrung seiner Zellen) nicht unbeträchtlich an Umfang, wie namentlich ein Vergleich der Figg. 20 und 21 der Tafel XXXIV/XXXV der I. Abh. lehrt.

Das vor dem Blastoporus gelegene Embryonalgebiet misst in Fig. 2,2 cm in der Länge, die Urmundrinne inklusive der kranialen und kaudalen Urmundlippe ist etwa 2,6 cm lang. In Fig. 21 hat die Urmundrinne das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht. Sie misst mit Einschluss der dorsalen und ventralen Urmundlippe 2,7 cm; dss vor dem Blastoporus gelegene Stück dagegen misst 3,1 cm!

Dass es sich nicht um eine individuelle Ausnahme handelt, geht aus der Fig. 3 Taf. I von Koelliker (× 76) und aus den Figg. 5, 7 der Taf. 20 von Assheton (10) hervor, die beim Kaninchen dasselbe Verhältnis zeigen.

Ich kann mich jedoch mit Assheton nicht einverstanden erklären, wenn er der ganzen „Primitivstreifen- und Rinnenbildung“ jede phylogenetische Bedeutung abspricht und ausdrücklich betont, dass seiner Auffassung nach der „Primitivstreif“ und die „Primitivrinne“ nicht als linear ausgezogener Gastrulamund beobachtet werden dürfte.

Das zweite sich zum Primitivstreif umwandelnde Wachstumscentrum soll nach ihm zur Bildung der Urwirbel verwendet werden. Diese entstehen aber bekanntlich ausnahmslos aus dem vor der dorsalen Urmundlippe gelegenen Zellmaterial und später aus dem Endwulst oder Teloblasten.

Die Umbildung des Primitivknotens zum Streifen und wieder zum „Knoten“ (Schwanzknoten) ist nach ihm bedingt, einmal durch das von verschiedenen Centren aus platzgreifende

Wachstum des Embryo und weiter durch die Ausdehnung der ganzen Embryonalanlage, die seiner Meinung nach ebenso wie das Wachstum der Keimblase durch mehr oder weniger schnelle Zellteilung oder durch den hydrostatischen Druck in der Keimblase verursacht wird.

Die ersten Entwickelungsvorgänge führen durch symmetrisches radiales Wachstum zur Bildung der Area embryonalis oder des Schildes. An dessen hinterem Ende entsteht dann eine zweite Proliferationsstelle oder der Primitivknoten. Der hydrostatische Druck, den übrigens auch Hubrecht bei Sorex für die Vergrösserung der Keimblase verantwortlich macht, soll nun die dünnwandige Blase dehnen und unter gleichzeitiger Zellvermehrung auch zur Verlängerung des Schildes führen.

Nun steht aber beim Hunde der Schild quer zur Längenachse der Keim- und später der Fruchtblase. Er müsste also nach der Asshetonschen Annahme in die Breite und nicht in die Länge gedehnt werden. Ausserdem sind beim Schafe und Schweine die Keimblasen schon zur Zeit der ersten Schildanlage keineswegs pralle, sondern stets mehr oder minder gefaltete Blasen, in denen überhaupt kein hydrostatischer Druck herrscht, also sich weder auf die Blasenwand, noch auf die Embryonalanlage geltend machen kann. Trotz dieser verschiedenen Verhältnisse bei verschiedenen Säugertypen bildet sich aber der Schild und die Urmundrinne stets im Prinzip in gleicher Weise aus und diese Thatsache beweist zur Genüge die Haltlosigkeit der Asshetonschen Hypothese und zeigt, dass bei diesen Vorgängen aktive Wachstumsvorgänge durch Zellvermehrung die Hauptrolle spielen.

Ich betrachte die bedeutende Längenentwickelung einer linearen Urmundrinne, für deren Ableitung vom Rudimente eines Umschlagsrandes sich bei Säugetieren und Vögeln nicht die geringste Spur findet, vorwiegend bedingt durch die Notwendigkeit rascher und ausgiebiger Mesodermbildung zum

Aufbau des Gefässhofes (Mehnert), sowie der Wand des Amnion und der Allantois.

Schon in der Klasse der Reptilien sehen wir eine sehr verschiedene Entwickelung des Urdarmes. So scheint sich nach S. Davenport (19) bei Chrysemys der Urdarm als solide Masse vorzuschieben und erst nachträglich zu höhlen. Die Verschiedenheit in der Klasse der Schildkröten bezüglich der Bildung des Urdarmes bildet vermittelnde Übergänge zu dem bei den Säugetieren stattfindenden Entwickelungsmodus. Noch mehr reduziert ist der gewöhnlich als solide geschilderte Urdarmstrang der Vögel, in dem ich übrigens bei der Ente, wie Zumstein, deutliche Spuren von Höhlen finde. Am meisten aber ist nach unserem gegenwärtigen Wissen der Urdarmstrang der Säuger rückgebildet.

Dies bescheidene Rudiment wird also auch bezüglich seiner Mesodermbildung nicht mehr die ursprünglichen Leistungen aufweisen können. Gleichwohl ist aber viel Mesoderm und zwar oft in sehr kurzer Zeit nötig, teils zur Bildung der Wände des mitunter ausserordentlich früh auftretenden Amnios- und der Allantois, teils zur Bildung der ebenfalls sehr früh erscheinenden Blutgefässanlagen. Es muss also, wenn die gastrale Mesodermbildung reduziert wird, die prostomiale Mesodermbildung vikariierend eintreten und um so massiger werden, je geringer sich die Bildung des gastralen Mesoderms gestaltet. Das führt zur Ausbildung eines grossen linearen Prostomas.

Ob das Prostoma selbst und die Rinne wohl entwickelt werden, ist nebensächlich. Es tritt uns nur als mehr oder weniger rudimentäre Öffnung oder mehr oder minder seichte Rinne entgegen. Aber ihre Wände werden für die Mesodermbildung bedeutungsvoll. Je ausgedehnter sie sind, um so günstiger wird das für die Bildung des prostomialen Mesoderms.

Ich sehe in der rinnenlosen Strecke des ganzen Urmundrudimentes (Prostoma + Urmundrinne) die Andeutung einer

progressiven Rückbildung der Urmundöffnung durch Verstreichen und einer Scheidung des linearen Urmundes in eine vordere Abteilung, die das wohlausgebildete Prostoma oder den Blastoporus enthalten kann, und in eine längere hintere, die später grösstenteils in die Bildung der Kloakenhaut einbezogen wird.

Wird deren Anlage wieder durch eine rinnenlose Strecke von dem vor ihr gelegenen Rinnenabschnitt getrennt, so ist eben hier ein weiteres Gebiet der Urmundrinne schon verstrichen, zurückgebildet.

Die ganze Säugetiergastrulation erweist sich meiner Auffassung nach als ein sehr reduzierter Prozess, zu dessen Erhaltung lediglich die Notwendigkeit der palingenetischen Chorda- und Mesodermbildung aus dem Urdarm die Veranlassung bietet. Es wäre nicht zu verwundern, wenn im Laufe der Zeit die Bildung der Urmundrinne überhaupt gänzlich unterbleiben und an ihrer Stelle eine Urmundleiste, wie wir sie jetzt schon streckenweise finden, und damit ein solides Primitivorgan an Stelle des ursprünglichen Hohlorganes auftreten sollte. Wir kennen solche Reduktionsvorgänge ja zur Genüge von anderen ebenfalls ursprünglich als Falten- oder Hohlorgane angelegten Primitivorganen. —

Mit der Eröffnung des Urdarmes und der Verklebung seiner Ränder mit dem Dotterblatt ist die durch die vorzeitige Trennung verloren gegangene ursprüngliche Einheit des Entoderms wieder hergestellt.

Im Gegensatze zu O. Hertwig (18, S. 463) sehe ich im „Chordakanal", d. h. in der Höhle des Urdarmstranges, nicht „eine mehr nebensächliche, zufällige Bildung, der eine besondere Bedeutung nicht zukommt", sondern, mag die Urdarmeinstülpung der Säugetiere auch noch so reduziert sein, wegen ihres Verhältnisses zur Chorda- und Mesodermbildung, eine äusserst wichtige palingenetische Erscheinung. Erst durch die

ventrale Eröffnung der Urdarmhöhle und durch ihre sekundäre Kommunikation mit der durch Dotterschwund entstandenen Dotterhöhle wird dann die Gastrulahöhle mit der Dotterhöhle zur primitiven Darmhöhle vereinigt. Diese scheidet sich dann nachträglich in die Darmrinne, respektive nach Verwachsung der Rinnenränder, in das Darmrohr und den Dottersack.

Man kann schon vor Beginn der Darmrinnenbildung das unter dem Schilde gelegene, zur Bildung des Darmepithels und der Darmdrüsen bestimmte Gebiet und das den Dottersack auskleidende Dottersackepithel an der verschiedenen Form der Zellen unterscheiden.

Die Frage, ob und in welchem Umfange sich Elemente des Protentoderms an der Bildung des Darmepithels beim Hunde beteiligen, ist mit Sicherheit schwer zu beantworten. Ich habe niemals gesehen, dass die Zellen des Dotterblattes unter dem Schilde durch Protentodermzellen verdrängt oder ersetzt wurden. Es könnten nun freilich schon wenige Protentodermzellen dem Darmepithel einverleibt werden und nachträglich wuchernd einen möglicherweise nicht unbeträchtlichen Zuwachs zum Darmepithel liefern. Ich habe aber auch hierfür weder beim Schafe noch beim Hunde den geringsten Anhaltspunkt finden können.

Die Leistung des sehr reduzierten Urdarmes ist eben bei den Säugern durch die Chorda- und Mesodermbildung erschöpft. Für die Bildung des Darmepithels kommt er nicht mehr in Betracht. Möglicherweise finden sich bei tieferstehenden Amnioten mit sehr grossem Urdarmrudiment noch Übergangsformen, sofern hier der Urdarm, wie Mehnert will, auch Darmepithel produziert.

Ich muss also im Gegensatze zu van Beneden (X 9) dafür eintreten, dass Derivate des als Dotterblatt bezeichneten Entodermfragmentes und nicht das Protentoderm des Urdarms das Darmepithel und

Darmdrüsenepithel liefern und sich somit sehr wesentlich am Aufbau des Embryo beteiligen.

Einem vor dem Urdarmstrang in der Längsachse der Embryonalanlage gelegenen, schon in VII 2 angedeuteten verdickten Dotterblattgebiete fällt noch eine andere wichtige Rolle zu. Es funktioniert gleichsam als eine Art vorderes Ergänzungsstück für den Urdarm und bildet in zeitlicher Aufeinanderfolge, wie dieser Mesoderm, präorales Darmrudiment und Chorda.

Ich will dieses Gebiet, das hier der Vollständigkeit halber schon erwähnt werden musste, mit einem nichts präjudizierenden Namen die Ergänzungsplatte des Urdarmstranges nennen, da sie thatsächlich eine Art vorderes Ergänzungsstück für den Urdarm und seine Derivate bildet.

Bei der Schilderung der Mesodermbildung und später bei der Bildung der Kopfhöhlenrudimente und des vorderen Chordaendes wird von dieser wichtigen Region noch eingehend die Rede sein.

Die Bildung des Mesoderms

schliesst sich, wie die Embryonen VII 1 und VII 2 zeigen, sofort an die Bildung des Gastrulaknotens und die Anlage der Urmundrinne, teils durch Auschaltung einzelner Zellen oder durch Aussprossen ganzer zusammenhängender Zellstränge vom Protentoderm aus an und ist somit anfänglich eine rein prostomiale.

Je weiter kaudalwärts, um so lockerer und vereinzelter liegen die rasch an Zahl zunehmenden Mesodermzellen (Figg. 3, 4, 5, Taf. XVIII). Der ganze um diese Zeit noch vollkommen solide Urdarmstrang liefert zunächst noch kein Mesoderm (Fig. 2).

Es tritt also das gastrale Mesoderm beim Hunde etwas später auf als das prostomiale Mesoderm.

Da aber schon in VII 2 der Urdarmstrang Mesoderm liefert, ist die zeitliche Differenz im Auftreten beider Mesodermmassen eine minimale.

Zwar sieht man schon bei VII1 Figg. 1 und 2, Taf. XVIII in einiger Entfernung lateral von den Kanten des Urdarmstranges und vor ihm vereinzelte oder gruppenweise zusammenhängende Mesodermzellen, es lässt sich aber durch Rekonstruktion keine Beziehung derselben zum Urdarmstrang nachweisen.

Graphische Rekonstruktionen zeigen vielmehr, dass die Zellen entweder mit den vom Knoten oder der Urmundleiste gelieferten Mesodermsträngen zusammenhängen oder doch wahrscheinlich von deren Peripherie sich abgelöst haben.

Das lockere, von den Wänden und dem hinteren Ende der Urmundrinne gelieferte Mesoderm überschreitet schon den hinteren Schildrand mit zwei in Flächenansicht noch nicht erkennbaren sichelartigen unter dem Schildrande nach vorne sich ausbreitenden, aus ganz locker gefügten polymorphen Mesodermzellen bestehenden Flügeln (Textfigur 1, S. 249).

Vor dem Urdarmstrang findet sich in VII1, ähnlich wie ich das zuerst beim Schafe beschrieben habe und Keibel dann auch beim Schweine gefunden hat, kurze Zeit ein noch ziemlich ausgedehnter „mesodermfreier Bezirk“.

Sehr bald produziert nun aber auch, wie die Serie durch Schild VIII2 zeigt, der ganze Urdarmstrang noch vor seiner Kanalisierung bis zum spatelförmigen kranialen Ende von seinen Flanken aus Mesoderm (Fig. 7, Taf. XIX).

Die Mesodermbildung schreitet vom Prostoma kranial längs den Kanten des Urdarmstranges fort. Ich halte die Bezeichnung prostomiales und gastrales Mesoderm für sehr passend zu rascher Verständigung kann aber den beiden Bezeichnungen prinzipiellen Gegensatz nicht zuerkennen.

Die wechselnde Gestalt sowie das Vorkommen vollkommen vereinzelter Mesodermzellen weit vorne, nahe dem Schildrande lateral vom Kopffortsatze weisen auf deren amöboide Beweglichkeit, zahlreiche Mitosen auf ihre selbständige und rasche Vermehrung durch Teilung, abgesehen von dem beträchtlichen

Zuwachs vom Knoten, der Urmundrinne und dem an Länge schnell zunehmenden Urdarmstrange aus hin.

Von dem an einzelnen Schilden früherer Stadien beschriebenen und auf Tafel XXXII Fig. 15 der I. Abh. abgebildeten Kanal ist in der lückenlosen Serie keine Spur zu finden. Er kann somit auch nicht in Zusammenhang mit der Mesodermbildung gebracht werden.

Das von den Flanken des Urdarmstranges produzierte gastrale Mesoderm erfüllt in VII 2, sich mit den Zellen des prostomialen Mesoderms mischend, als eine noch sehr lockere, aus kleinen Zellgruppen und vereinzelten Zellen bestehende Masse die ganze Spalte zwischen Ektoderm und Dotterblatt bis zum hinteren Schildrande, den es nur am Kaudalende überschreitet (Textfigur 2, S. 252).

Unter dem hinteren Schildrande ist das drei- bis vierschichtige Mesoderm noch ebenso locker wie in Schild VII 1.

Als Grund für die sichelförmige Trübung in Fig. 18 der I. Abh. bei Flächenansicht kann die mehrfache Schichtung des Mesoderms am hinteren Schildende zusammen mit der optischen Verkürzung des hier ziemlich stark konvexen Schildrandes erkannt werden.

Im Gegensatz hierzu ist das Mesoderm unter dem kranialen Schildrand auffallend spärlich.

Das gastrale Mesoderm der Embryonen VIII 1—VIII 5, Embryo VIII 4 wurde nicht geschnitten, verhält sich im wesentlichen in gleicher Weise.

In VIII 1 ist das gastrale Mesoderm noch lockerer als das prostomiale Mesoderm und noch ziemlich gleichheitlich in allen Regionen der Embryonalanlage verteilt von deutlich mesenchymatösem Bau. Nach hinten und in der Peripherie mischt es sich ohne jede Grenze mit dem prostomialen Mesoderm und die so entstandene Mesodermplatte reicht rings um die Embryonalanlage bis etwa unter die Mitte des Ektodermwulstes.

Reste der Mesodermsichel sind bei diesem Embryo im Flächenbilde nicht sichtbar, dagegen ist in den Flächenbildern 20—23 der I. Abh. sehr deutlich hinter der dorsalen Urmundlippe und von hier aus nach vorn rechts und links von der Embryonalanlage eine deutliche die Parietalzone umgebende Trübung, der Ausdruck einer Verdickung der nunmehr einheitlichen gemischten Mesodermplatte zu erkennen.

Schon in VIII 2 fällt eine in VIII 3, VIII 4 und VIII 5 noch an Deutlichkeit zunehmende Mesodermverdickung rechts und links vor dem ersten Urwirbelpaar an der Grenze der Stamm- und Parietalzone im Flächenbilde auf. Querschnitte zeigen im Bereiche derselben die Mesodermzellen dichter als im übrigen gastralen Mesoderm (Fig. 34, Taf. XXIII HW.) zu einem flachen Wulste gehäuft, der ausserdem durch eine Menge der schon in der dorsalen Urmundlippe erwähnten chromatophilen Körner und auffallend zahlreiche Mitosen ausgezeichnet ist. Da dieser Wulst den ersten Vorläufer der Pleuropericardialhöhle markiert und aus seinen Zellen die Herz- und Herzbeutelplatte hervorgeht, mag er H e r z w u l s t heissen.

Nach hinten läuft diese Verdickung in eine ebenfalls aber minder auffällig verdickte Mesodermzone, in der die erste Spur der Cölomspalte beim Hunde auftritt, in dem C ö l o m w u l s t, aus. (Fig. 20 C. W. u. 21, Taf. XXI)[1]).

Er ist rings um die dorsale Urmundlippe besonders entwickelt und enthält das Material für das anfänglich sehr massige Mesoderm des Amnios und der Allantois.

Die Flächenausdehnung des Herzwulstes ist in den Querschnitten bedeutender als in der Totalansicht. Das Mesoderm ist durchweg vom Ektoderm und Dotterblatt mit Ausnahme des Achsenstranges getrennt.

1) In der Figur ungenügend markiert.

Im Gebiete des Cölomwulstes finden sich unter dem Schildrande schon einzelne hellere lineare Stellen, die Andeutungen der rasch folgenden Cölombildung. Dieselbe Erscheinung kann man im Bereiche des Herzwulstes in VIII5 beobachten. Mitunter fällt schon eine deutlich reihenweise Anordnung der Mesodermzellen, als Spur einer beginnenden Scheidung in parietales und viscerales Mesoderm auf.

Manche Schnitte, so z. B. Fig. 15, 16 (Taf. XX/XXI), 24 (Taf. XXII) können eine Mesodermproduktion von seiten des Dotterblattes vortäuschen. Sie bilden die Grundlage für die Hertwigsche Lehre, nach welcher das gastrale Mesoderm als larvierte Ausstülpung des Entoderms am Rande der „Chorda"platte (in Wahrheit der Urdarmplatte) entstehen soll. Aber diese Meinung erweist sich als irrig durch die Thatsache, dass ja schon früher, von den Flanken des noch nicht eröffneten Urdarmstranges aus, vom Dotterblatt allseitig abgrenzbares Mesoderm gebildet worden ist, das ohne jeden Zusammenhang mit dem Dotterblatt frei zwischen diesem und dem Ektoderm liegt. Die als angebliche Ausstülpung des Dotterblattes gedeutete Bildung geht in Wahrheit von den mit dem Dotterblatte erst sekundär verwachsenen Flanken der Urdarmrinne (Fig. 25) oder der Urdarmplatte (Figg. 15, 16 u. 24) aus. Dies lehrt unzweifelhaft die Verfolgung der Mesodermplatte in kaudaler Richtung (Figg. 19, Taf. XXI, 25, 26, 27, Taf. XXII) bis zum Bastoporus.

In der Folge löst sich dann das Mesoderm von den Rändern der mit dem Dotterblatt verwachsenen Urdarmplatte, nicht aber nach der Hertwigschen Meinung von dem Dotterblatte (Figg. 14, Taf. XXI, 23, Taf. XXII, 34, Taf. XXIII) ab.

In der Peripherie des Schildes läuft die ganze Mesodermplatte in Zellbalken und Netze aus, die sich allmählich radiär über dem Dotterblatte in bekannter Weise ausbreiten.

In VIII 5 hat sich das erste Urwirbelpaar als solider Zellklumpen rechts und links neben der Mitte des Verlaufes der Chordaplatte abgegliedert (Fig. 35, Taf. XXIII).

Eine Radiärstellung seiner Zellen, wie sie die Bildung des dorsalen oder Urwirbelcöloms einleitet, ist noch nicht eingetreten.

Ausser vom Urdarmstrang und vom Urmund her wird aber beim Hunde in ganz ausserordentlich klarer Weise Mesoderm auch noch von der

Ergänzungsplatte des Urdarmstranges,

nämlich dem an den Urdarm sich nach vorne anschliessenden modifizierten Dotterblatt, gebildet.

Schon in meiner Arbeit über die Entwickelung des Schafes (S. II) habe ich angegeben, dass das vorderste Stück der Chorda dorsalis aus dem „Entoblast“ entsteht und habe dieses Stück Chordaentoblast genannt. Mit der Chordabildung ist aber die Bedeutung dieses „Chordaentoblasts“ nicht erschöpft.

Ich kann am Hunde den Beweis führen, dass aus einem zwischen dem kranialen Ende des mit dem Dotterblatt verschmolzenen Urdarmstranges und dem vorderen Schildrand in der Achse des Embryo gelegenen Gebiete, das mit einem nichts präjudizierenden Namen als „Ergänzungsplatte des Urdarmstranges“ bezeichnet werden soll, hervorgeht:

1. Mesoderm des Vorderkopfes, 2. die Chorda des Vorderkopfes und 3. ein prämandibulares Darmrudiment. Es bildet dieses Gebiet also thatsächlich ein Ergänzungsstück des Urdarmes, indem es dieselben Derivate wie dieser aus sich hervorgehen lässt.

In Embryo VII 2 schliesst sich an das kraniale Ende des bis nahe an den vorderen Schildrand reichenden Urdarmstranges ein noch sehr kurzes, nur in wenigen Schnitten enthaltenes Gebiet, das nicht etwa schlechtweg als das kraniale Ende des Ur-

darmstranges betrachtet werden darf, sondern vielmehr dem Dotterblatte zugehört, wie vor allem später für das Schaf nachgewiesen werden soll (S. 306). In diesem Gebiete liefert das etwas verdickte Dotterblatt in unverkennbarer Weise Mesoderm (Fig. 6, Taf. XIX).

Viel deutlicher und umfangreicher präsentiert sich dieses Gebiet in der Suite VIII.

Beginnt man das Studium der Serie — ich wähle VIII 2 als Beispiel — vom Kopfende, so findet man vor dem Schilde freies, vom Ektoderm und Dotterblatt allseitig wohl abgegrenztes Mesoderm (Fig. 10, Taf. XX).

Unter dem Schilde aber geht dasselbe in einem vor dem Urdarmstrang gelegenen Gebiete zweifellos aus dem Dotterblatt hervor. Dies Gebiet erreicht fast den kranialen Schildrand und ist von nun ab, bis es schliesslich in seine Derivate zerfällt, gekennzeichnet durch das Vorhandensein der schon in der ventralen Urmundlippe, der Kloakenhaut und dem Herzwulst erwähnten chromatophilen Körner (Figg. 11, 12, 13, Taf. XX, 31, 32, 33, Taf. XXIII). Sie sind im Urdarmstrang niemals zu finden, immer aber in der Ergänzungsplatte. In der ganzen Ergänzungsplatte des Urdarmes findet man immer sehr zahlreiche Mitosen. Die Ergänzungsplatte hat im Vergleiche zu VII 2 an Länge und Breite bedeutend zugenommen. Ihre Länge beträgt 340 μ, ihre Breite etwa 300 μ[1]). Sie besitzt somit annähernd rundliche Gestalt. Ihre Oberfläche ist abgesehen von einzelnen Zellfortsätzen plan, ihre Unterfläche dagegen namentlich gegen die Urdarmplatte zu kielartig verdickt (Fig. 13). Beide gehen ohne bemerkbare Grenze ineinander über. Diese Ergänzungsplatte bedingt die in den Flächenbildern (Figg. 19, 20, 21 und 22 der

---

1) Diese Maasse machen, da die Peripherie der Ergänzungsplatte nicht scharf abgrenzbar ist, keinen Anspruch auf Exaktheit, sondern sollen nur ein ungefähres Bild von der Grösse dieser Bildung ermöglichen.

I. Abh.) unter dem vorderen Ende der Rückenfurche auffallende keilförmige, mit der Spitze nach hinten gerichtete Trübung. In dem ganzen Bereiche der Ergänzungsplatte bilden das Dotterblatt und das von ihr gebildete Mesoderm ein untrennbares Ganzes. Das von dieser Stelle produzierte Mesoderm konfluiert peripher mit dem gastralen Mesoderm. Es ist als eine Art Ergänzung desselben zu betrachten und erfüllt zuerst den ursprünglich mesodermfreien Bezirk und dann die Vorderkopfregion.

Fig. 59, Taf. XVIII giebt den aus der Querschnittserie rekonstruierten Medianschnitt von VIII 2 bei 100facher Vergrösserung.

In VIII 3 liegen die Verhältnisse genau ebenso, nur hat die Ergänzungsplatte eine Länge von 250 μ, eine Breite von 280 μ. Sie ist also kleiner als in VIII 2.

In VIII 5 ist die Ergänzungsplatte noch mehr reduziert und misst nur etwa 220 μ in der Länge.

Figg. 31, 32 und 33, Taf. XXIII, zeigen das Verhalten der Ergänzungsplatte in dieser Serie. Das in Fig. 31 frei abgegliederte Mesoderm hängt nach hinten, wie die Fig. 32 beweist, mit der Ergänzungsplatte zusammen. Beide trennt, vergleiche Fig. 59, eine flache, nach hinten blinde Spalte. Die kielartige Verdickung der Unterfläche hat sich verflacht und ist verschwunden.

Die weiteren Schicksale der Ergänzungsplatte in den Embryonen der Serie IX und X mit 7—10 Urwirbelpaaren können einer zusammenfassenden Schilderung unterzogen werden. Ich beziehe mich dabei speziell auf die von mir abgebildeten Vertreter dieser Entwickelungsstadien.

Bei den Embryonen der Serie IX ist entsprechend der eben erst angedeuteten schärferen Abgrenzung des Kopfes noch keine Vorderdarmbucht ausgebildet. Eine eigentliche Grenzfalte des Kopfes besteht noch nicht. Demgemäss liegt auch die Ergänzungsplatte noch, abgesehen von einer ganz schwachen nach vorne konvexen Biegung, ziemlich plan in einer Flucht mit der

dorsalen Wand der Darmrinne. In das hintere Ende der Ergänzungsplatte läuft die Chordaplatte ohne jede Spur einer möglichen Abgrenzung aus.

Dagegen zeigt die Serie X wichtige Veränderungen.

Der Medianschnitt durch X 1 mit 8 Urwirbeln (Fig. 60, Taf. XX), fällt durch den Boden der Medullarplatte. Die Begrenzungsfalte des Kopfes setzt diese deutlich gegen das einschichtige Ektoderm vor dem Kopfe ab.

Mit der Zunahme der Abschnürung des Kopfes und der damit Hand in Hand gehenden Ausbildung der vorderen Darmbucht wird auch die Ergänzungsplatte ventral umgebogen. Sie kleidet dann als verdickte Tapete entweder wie in diesem Embryo die ganze vordere Darmbucht oder, wenn sie weniger gut entwickelt ist, nur deren unter dem Hirnschnabel gelegenes Gebiet aus. Gleichzeitig hat sie an Ausdehnung zugenommen und ihr Epithel hat sich verdickt.

In ihren Scheitel springt an diesem Embryo besonders deutlich, wie sich aus der Kombination des Median- und des vor und hinter die Medianebene fallenden Schnittes ergiebt, eine kleine etwas ventral komprimierte taschenförmige Bucht mit glatten Wänden ein. Über ihrem Grunde ist die Ergänzungsplatte einschichtig.

Unter dieser Bucht verdickt sich die Ergänzungsplatte wieder auf eine kurze Strecke. Dann folgt nach vorne das einschichtige Entoderm der Rachenhaut. Peripher von dieser findet sich um den ganzen Kopf herum das den Querschnitt der pericephalen Pleuroperikardialhöhle enthaltende Mesoderm. Es hängt proximal bei × mit dem Entoderm der Rachenhaut zusammen. Unter dem pericephalen Mesoderm ist das Entoderm einschichtig.

Ich ergänze diesen Befund durch die ebenfalls besonders übersichtlichen Querschnittsbilder aus der Serie X 4 (Figg. 37 bis 40, Taf. XXIV).

Die Ausbildung des Kopfendes des Embryo X 4 deckte sich bezüglich der Hirngliederung im wesentlichen mit der des Embryo X 3, Fig. III. In diese Figur, sowie in Fig. 60, Taf. XXII ist die Lage der abgebildeten Schnitte zur leichteren Orientierung markiert.

Das Kopfende ist etwas weiter von der Keimblase abgeschnürt. Die vordere Darmhöhle steht in ihrer Ausbildung zwischen dem von X 1 in Fig. 60, Taf. XX und X 3 Fig. III abgebildeten Stadium. Die vor das Kopfende durch die Keimblasenwand fallenden Schnitte zeigen deutlich gesondertes Ektoderm, Mesoderm und Entoderm.

Dann wird der Kopfbogen der Pleuroperikardialhöhle getroffen und weiter proximal in der medianen Achse der noch sehr kurze Hirnschnabel.

Der in Fig. 37 abgebildete Schnitt tangiert rechts den Boden der noch seichten vorderen Keimfalte; links fällt er noch vor denselben.

Die dicke Hirnplatte setzt sich mit scharfer Kante gegen das zwei Kernreihen enthaltende Ektoderm aus den Seitenflächen des Kopfes ab. Zwischen diesem und der Hirnplatte finden sich im Vorderkopfe einstweilen nur ganz vereinzelte Mesodermzellen.

Unter der Hirnplatte liegt einschichtiges, lateral sich etwas verdickendes Ektoderm, das sich peripher wieder zu einer einzigen Lage kubischer Zellen verdünnt.

Dadurch, dass die vordere Keimfalte etwas tiefer als in X 1 einspringt, wird der untere Schenkel der Ergänzungsplatte über der primitiven Rachenhaut abgekappt. (Vergleiche Fig. 60, Taf. XX). Das Mesoderm zu beiden Seiten enthält die pericephale Pleuroperikardialhöhle.

Das Entoderm wird als selbständige Lage erst unter dem medialen Rande der Pleuroperikardialhöhle wieder abgrenzbar.

Schnitt 2 Fig. 38 fällt durch das oben erwähnte Divertikel in der Ergänzungsplatte.

Das einschichtige, dorsal leicht ausgebuchtete Dach desselben ist nur mit starken Objektiven vom Boden der Hirnplatte deutlich abgrenzbar. An nicht genau senkrecht gestellten Schnitten scheinen beide zusammen zu hängen, was aber in Wahrheit nicht der Fall ist. Der Boden des Divertikels ist mehrschichtig. Abgrenzbares Entoderm besteht an dieser Stelle nicht und tritt erst wieder lateral auf. Die ganze epitheliale Wand des Divertikels bildet Mesoderm, das in Gestalt vereinzelter Zellen oder fester Zellstränge seitlich und nach vorne die Höhle zwischen Hirnplatte und Hornblatt auszufüllen beginnt.

Schnitt 3 Fig. 39 fällt durch den hinteren kielförmig verdickten, an die Chordaplatte anschliessenden Teil der Ergänzungsplatte. Über demselben zeigt der Boden der Medullarfurche ebenfalls eine kantenartige Verdickung und über ihr ausnahmsweise den kleinen rinnenförmigen Rest der Rückenfurche. Die ganze Oberfläche der Ergänzungsplatte mit Ausnahme ihres an den Boden der Medullarfurche anstossenden medianen Teiles produziert ebenso wie ihre Flanken in sämtlichen Serien Mesoderm und ist auffallend reich an Mitosen.

Das von der Ergänzungsplatte gebildete Mesoderm kommt dem Vorderkopf zu gute und erfüllt schliesslich dessen zwischen Medullarplatte und Hornblatt gelegenes, ursprünglich mesodermarmes Gebiet mehr und mehr.

Schnitt 4 Fig. 40 fällt hinter die Ergänzungsplatte und zeigt das bekannte Querschnittsbild des wohlbegrenzten Entoderms mit scheinbar fehlender, ihm innigst einverleibter Chordaplatte.

Die Chordaplatte verliert sich in das hintere Ende der Ergänzungsplatte. Noch fehlt die später auch in deren Bereich bemerkbare Chordaanlage.

Bei den übrigen Embryonen der besprochenen Serien fanden sich entweder gar keine oder nur weniger deutliche Spuren des

kranial gerichteten Darmdivertikels in der Ergänzungsplatte, das somit bei keinem derselben die klare Ausbildung wie bei den zur Schilderung benutzten Embryonen zeigte.

Meist handelte es sich, wenn überhaupt Andeutungen des Divertikels zu finden waren, um mehr oder weniger enge, zum Teil mit unregelmässigen Ausläufern versehene dorsoventral komprimierte Spaltsysteme in der Verbindungsplatte.

Einen Zusammenhang derselben mit der Lichtung des Vorderdarmes konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen. Alle diese Befunde weisen auf eine rudimentär und atypisch gewordene Bildung hin, die uns später noch beschäftigen wird.

Einstweilen mag diese Schilderung genügen, um zu zeigen, dass das vom Urdarm und dem Urmunde gebildete Mesoderm von der Ergänzungsplatte aus Zuschuss in Gestalt des Mesoderms des Vorderkopfes erhält.

Meine Beschreibung der Mesodermbildung entspricht im wesentlichen den geläufigen Anschauungen von C. Rabl und ergänzen die Schilderungen derjenigen Autoren, die im Kopfgebiet Mesoderm vom Entoderm ableiten (Haepe, Hubrecht und andere).

Aber diese Befunde stehen in Widerspruch mit meinen eigenen Angaben über die Mesodermbildung beim Schafe, soferne sich beim Hunde keine Spur von peripherem Mesoderm (Mesoblasthof) findet, und weiter Mesodermbildung vom Urdarmstrange aus festgestellt wird, die ich beim Schafe geleugnet habe. Das war, wie ich zugebe, ein Irrtum.

Die thatsächlichen Verhältnisse sind beim Schafe bedeutend weniger klar als beim Hunde zu übersehen und zu deuten.

Auch meine Terminologie musste, da ich damals über den morphologischen Wert des Kopffortsatzes noch unklar war, eine weniger präzise sein, wie die in dieser Arbeit verwendete. Überträgt man aber die jetzt von mir gebrauchte Nomenklatur auf

die homologen Bildungen des Schafes, dann kann man diese Unklarheiten leicht beseitigen. Meine Schilderung halte ich im übrigen vollkommen aufrecht und zwar besonders bezüglich des peripheren Mesodermhofes, gegen dessen Bildung vom Dotterblatte sich namentlich Keibel (4) wiederholt nach Befunden am Schafe selbst und am Schweine ausgesprochen hat. Dagegen haben Hubrecht (× 62) und Robinson (× 104) die Bildung von peripherem Mesoderm vom Entoblast verfochten.

Gerade meine Untersuchungen am Hunde bestätigen mir die Anschauung, dass das Mesoderm bei den Säugetieren durchaus nicht nach einem Schema gebildet wird.

Beim Schweine habe ich überhaupt keine periphere Mesodermbildung in Form eines Mesoblasthofes beschrieben. Die jüngste von Keibel (4) geschilderte Keimblase vom Schweine zeigt übrigens einen so weit entwickelten Primitivstreif, sowie so vorgeschrittene Cölom- und Mesodermbildung (Fig. 1 und 3 von Keibel), dass sie für eine Kritik der ersten Mesodermbildung als viel zu alt nicht verwendbar ist.

Dasselbe gilt auch für Keibels jüngstes Stadium vom Schafe (4) [a. a. O. S. 81]. Schilde mit „Primitivstreifen" bis zum hinteren Schildrande sind bezüglich der ersten Mesodermbildung nicht homolog Schilden mit „Primitivknoten" und nur bei solchen lässt sich die gesonderte Entstehung von peripherem und centralem Mesoderm nachweisen. Übrigens hat Keibel das thatsächliche Vorhandensein des Mesodermhofes beim Schafe selbst anerkannt. Sein stets ringförmiges Auftreten, anders habe ich ihn auch in den frühesten Stadien nicht gesehen, spricht gegen seine Bildung durch präkraniale Verwachsung der bogenförmig nach vorne sich ausdehnenden Mesodermflügel des Primitivstreifs. Der Primitivstreif ist in diesen Stadien auch noch gar nicht vollkommen ausgebildet. Ich habe die Dinge beschrieben, wie ich sie bei wiederholter sorgfältiger Untersuchung fand. Ich kann mich ja natürlich ebenso gut irren wie jeder

andere und werde, wenn mir mein Irrtum an beweisenden Stadien nachgewiesen wird, denselben gerne zugeben. Bis auf weiteres aber sehe ich keine Veranlassung, meine Beschreibung zu korrigieren, selbst wenn sie „eine schwere Komplikation" für die Lehre von der Mesodermbildung bedeutet. Solche schwere Komplikationen bestehen, so lange es eine Embryologie giebt. Vielfach werden sie mit Erweiterung unseres Wissens früher oder später beseitigt. Ich erinnere nur an das Rätsel der „Keimblattumkehr", an die Differenzen in der Art der Amniosbildung, an die frühe Anlage der Allantois beim Meerschweinchen u. a. m.

Im übrigen hat Keibel selbst auf die Schwierigkeit der Analyse der sehr früh schon recht bedeutenden Mesodermbildung beim Schweine (4, S. 17) und deren Ableitung von einer Bildungsstelle hingewiesen und hat das frühe und ringförmige, von mir zuerst beim Schafe gefundene Auftreten des Exocöloms auch beim Schweine bestätigt. Warten wir also ruhig ab, was die Zukunft in dieser Frage für Entscheidungen bringen wird.

Ich wende mich zu den

weiteren Umbildungen der Ergänzungsplatte.

In den Embryonen der Suite IX mit 7—8 Urwirbeln zeigt die Ergänzungsplatte noch die in der Suite VIII beschriebenen Verhältnisse.

Der Embryo X 5 Fig. V besitzt zehn wohlausgebildete Urwirbelpaare. Der Rand der vorderen Darmbucht liegt etwas proximal von dem ersten Wirbelpaare. Eine Verdichtung des Mesenchyms markiert die Anlage der beiden ersten Visceralbogen. Zwischen ihnen wird die erste innere Visceraltasche deutlich. Das Medullarrohr ist bis auf den kleinen schlitzförmigen vorderen Neuroporus und kaudal bis zum fünften Urwirbelpaar geschlossen. Die primitive Rachenhaut wird deutlicher.

Vor dem Kopfe besteht die Keimblasenwand aus drei deutlich geschiedenen Keimblättern. Dann folgt unter dem Kopfe eine Stelle, wo das Mesoderm unterbrochen ist. Hier leitet sich die Proamnionbildung ein.

Die Chorda ist im Gebiete der Urwirbel schon streckenweise vom Entoderm unterwachsen. Teils ist sie noch, namentlich im Gebiete der Herzanlage, in dieses eingeschaltet. Kranial läuft sie in eine mediane dorsal über der Rachenhaut unter dem Zwischenhirn gelegene Entodermfalte aus, die sich in den hinteren Rand der Ergänzungsplatte verliert.

Proximal von der vorderen Darmpforte folgt die etwa 80 μ im Mediandurchmesser lange Rachenhaut.

Der Kopfdarm selbst besitzt im Querschnitt die Form eines stark abgeflachten Kartenherzens (Fig. 61, Taf. XXV). Das Epithel der dorsalen Darmwand enthält zum Teil alternierende Kerne, die sich an den abgestumpten Seitenkanten doppelt schichten. Gegen die ventrale Kante, das Entoderm der Rachenhaut, zu folgen zuerst alternierend gestellte und in dem Entoderm der Rachenhaut selbst zweizeilige Kerne.

Andeutungen von Mesodermbildung an den Seitenkanten (rechts in der Figur) weisen darauf hin, dass der Schnitt durch die hintere Grenze der Ergänzungsplatte fällt, aus der also auch die in der Figur 61 sichtbare Chordafalte abzuleiten ist.

Die Ektodermschicht der Rachenhaut ist verdickt. Die Kerne stehen zweizeilig. Die ganze Platte ist leicht ventral vorgebuchtet.

Das Mesoderm des Vorderkopfes ist im Vergleiche zu den Figuren 37—40 (Tab. XXIV) beträchtlich vermehrt. Es bildet die lockere mesenchymatöse Grundlage des Kopfes und verdichtet sich gegen die seitlichen Kopfflächen im Gebiete der späteren Visceralbogenanlagen.

Nur drei Schnitte weiter proximal (Fig. 62, Taf. XXV) verengt sich das Darmlumen auffallend rasch und stark in dorsoventraler Richtung unter gleichzeitiger Abnahme seines Querdurchmessers.

Seine sehr dicke Epithelwand zeigt dagegen durch die Anwesenheit der chromatophilen Körner, vor allem aber durch die Mesodermproduktion an ihren Seitenkanten die unverkennbare Struktur der Ergänzungsplatte (Fig. 62, 63 und 64). Sie enthält dorsal fünf, ventral drei Kernreihen und kleidet, wie die Schnittkombination ergiebt, nicht mehr den eigentlichen Kopfdarm, sondern ein proral von der Rachenhaut gelegenes blindes Divertikel desselben aus. Seine Tiefe beträgt etwa 50 μ (Figg. 63 und 64, Taf. XXV).

Aus dem Umstande, dass auch im Bereiche des ventralen Gebietes dieses Divertikels noch eine kurze Strecke Ektoderm an Entoderm grenzt, darf geschlossen werden, dass eben dieses ventrale Gebiet der nun sackförmigen Ergänzungsplatte nachträglich noch zur Bildung des Entoderms der primitiven Rachenhaut verbraucht wird.

Diese Stelle schon jetzt als Rachenhaut zu bezeichnen, wäre wegen der differenten Beschaffenheit der Entodermlage in Fig. 61, Taf. XXV einerseits und in den Figg. 62 und 63 andererseits nicht berechtigt. Auch beweisen die in Fig. 64 sich zwischen Ektoderm und Entoderm einschiebenden Mesodermzellen, dass dieser Schnitt nicht mehr durch das Gebiet der Rachenhautanlage, sondern proral von ihrer Insertionsstelle durch das Divertikel fällt.

Im wesentlichen die gleichen Verhältnisse fanden sich in dem Embryo XI mit 13 Urwirbeln. Der Längsdurchmesser seiner Rachenhaut hat bis ca. 120 μ zugenommen. Eine zweite innere Schlundtasche ist an dem weiter ausgebildeten Kopfe in Anlage

begriffen. Äussere Visceralfurchen fehlen noch. Das Darmdivertikel wird nicht mehr wie in X5 von dem ersten Aortenbogen, sondern von den inneren Karotiden flankiert.

Von nun ab aber wird das Verhalten der Ergänzungsplatte sehr inkonstant. Bald fehlt, nachdem sie in alle ihre Derivate zerfallen ist, jede Spur von ihr. Bald bestehen noch unverkennbare Reste mit den letzten Spuren ihrer Differenzierungen.

Von der Serie XII habe ich zunächst drei Embryonen mit 16—20 Urwirbeln zur Orientierung in sagittaler Richtung geschnitten. Die Rachenhaut war bei allen, wenn auch in etwas wechselnder Ausdehnung, eröffnet.

Eine Hypophysentasche ist entweder noch gar nicht oder wie in Figg. 65, Taf. XXV und 66, Taf. XXVII nur in der allerersten Anlage erkennbar. Ihre Lage vor der dorsalen Anheftungsstelle, vor dem dorsalen Rachenhautrest, schliesst jede Verwechslung mit dem proralen Darmdivertikel aus.

Von der Ergänzungsplatte bestehen, wo sie überhaupt in diesen Serien noch vorhanden sind, nur mehr andeutungsweise Spuren in der Entodermlamelle der Rachenhautrestes und einer mitunter von deren Insertion aus wechselnd weit kaudalwärts in Fig. 66 etwa von × bis × reichende Entodermverdickung. Sie können, wenn man ihre Vorstufen nicht kennt, leicht übersehen werden.

Etwa in der Mitte der erwähnten Entodermverdickung führt eine kleine Kerbe in ein ebenfalls sehr wenig auffallendes dorsales Entodermdivertikel. Seine Wand produziert noch deutlich Mesoderm und hängt nach oben mit dem vorderen Chordaende ohne jede Spur einer Trennung zusammen.

Man wird diese kleine in der Fig. 66, Taf. XXVII durch einen Pfeil markierte Kerbe nach ihrer Lage hinter dem Rachenhautrest als das inkonstante Rudiment der von Seessel (20) beim Hühnchen beschriebenen Tasche betrachten dürfen.

Die Entodermlamelle des Rachenhautrestes besteht aus mehr oder weniger schlanken cylindrischen Zellen mit alternierend gestellten Kernen. Weiter kaudal nehmen sie allmählich an Höhe ab und gehen unter einzeiliger Kernstellung ohne jede scharfe Grenze in die Entodermzellen der Darmwand über.

Noch immer ist die Ergänzungsplatte durch eine Menge stark färbbarer Tröpfchen ausgezeichnet. Sie schwanken aber jetzt im Gegensatze zu früher sehr beträchtlich an Grösse. Die grössten liegen stets nahe der Durchbruchsstelle. Da hier gleichzeitig die Zellengrenzen und Kerne verwaschen werden, geht die Vergrösserung der Tropfen unverkennbar mit der hier platzgreifenden Zellendegeneration Hand in Hand.

Die Querschnittserien durch die übrigen Embryonen der Suite XII ermöglichten keinen klaren Einblick in die eben beschriebenen Verhältnisse. Die Ergänzungsplatte scheint bei allen schon vollkommen geschwunden zu sein.

Sehr wichtige Verhältnisse zeigte dagegen der Embryo XIIr$_1$ mit ebenfalls 16 Urwirbelpaaren. Die Querschnittsbilder sind bezüglich ihrer Lage an dem abgebildeten Embryo XIIr$_2$ Fig. X markiert und fallen alle in das dorsal von der eröffneten Rachenhaut gelegene Gebiet.

Fig. 67, Taf. XXVI giebt den 39. Schnitt durch das Kopfende und durch das prorale Ende des Darmdivertikels. Von hinten her senkt sich die Chorda unter dem Mittelhirn in einen sich seitlich in zwei ziemlich gleich grosse solide Sprossen fortsetzenden Epithelknoten ein. Die rechte Knospe ist gestielt, die linke hängt mit dem Knoten durch ihre breite Basis zusammen. Der Knoten und seine Seitensprossen legen sich von unten her dem Boden des Vorderhirnes an. Die primitiven Augenblasen sind in Anlage begriffen.

Die Aussenfläche des Knopfes und seiner Seitenknospen hängt ohne jede Grenze mit dem im Vergleiche zu den Figg. 61 bis 64, Taf. XXV nun wesentlich dichteren und reichlicheren

Mesoderm des Vorderkopfes zusammen. Ventral grenzen die beiden Seitenknospen an die Carotis interna.

Die folgenden Schnitte (Figg. 68, 69, 70, 71, Taf. XXVI) zeigen, dass die Knospe und ihre Seitensprossen die Kuppel einer bei diesem Embryo sehr gut entwickelten Tasche bilden, welche den Rachenhautrest dorsal um ca. 50 μ überragt. Die Auskleidung der Tasche besteht noch aus dem charakteristischen Epithel der Ergänzungsplatte.

Ehe ich auf die weitere Deutung des morphologischen Wertes dieses Knopfes und seiner Seitenknospen eingehe, muss ich die Schilderung der Derivate der Ergänzungsplatte unter Berücksichtigung der

Bildung des vorderen Chordaendes

vervollständigen.

Das älteste Stück der Chorda entsteht etwa in der Mitte der Embryonalanlage, da, wo die ersten Urwirbel auftreten, durch Abschnürung der dorsomedianen Chordafalte aus der dem Dotterblatte einverleibten Chordaplatte. Es erhält von hinten her bis zur Bildung des Schweifteiles der Chorda Zuwachs zuerst seitens der dorsalen Urmundlippe und später in der schon beschriebenen Weise seitens des Teloblasts oder Schwanzknotens. Man kann dieses ganze Gebiet als „hinteres Zuwachsstück“ der Chorda bezeichnen.

Das vordere Ende entsteht als „vorderes Zuwachsstück“ aus der Ergänzungsplatte.

In Embryonen mit zehn Urwirbeln war die Chordafalte bis unter das hintere Drittel der Zwischenhirnanlage zu verfolgen und lief hier in die Ergänzungsplatte aus. In den Embryonen mit 16 Urwirbeln (Fig. 65, Taf. XXV und 66, Taf. XXVII) reicht sie aber bis dicht an die Insertionsstelle des Ektoderms der Rachenhaut, nahe der hinteren Grenze der Vorderhirnanlage. Dies Gebiet war aber ursprünglich von der Ergänzungsplatte eingenommen (Figg. 62 bis 64, Taf. XXV). Chorda fehlte hier.

Das vordere Chordastück muss sich somit parallel der Reduktion der Ergänzungsplatte an dieser Stelle aus dieser selbst zugebildet haben = Vorderes Zuwachsstück der Chorda oder früher von mir als Chordaentoblast bezeichneter Teil.

Den Rest dieses Vorganges illustrieren die Figg. 66, 67 und 68, Taf. XXVI/XXVII.

Sie zeigen aber noch den Zusammenhang des vordersten Chordaendes mit dem Reste der Ergänzungsplatte. Die Chorda verläuft nun auch nicht mehr gerade, sondern bildet jetzt die bekannte Chordaschleife. Beide Schleifenschenkel sind von einer sehr feinen aber deutlichen Basalhaut umhüllt, die sich aber gegen die Verbindungsstelle des vorderen Chordaendes mit der Ergänzungsplatte hin verliert.

Der aufsteigende Schleifenschenkel ist ventral von der Hinterhirnanlage etwas knotig verdickt und geht dann nach vorne etwas konvex gebogen in den Schleifenscheitel über.

Er verhält sich dabei individuell etwas verschieden.

Bei dem in Fig. 66, Taf. XXVII abgebildeten Embryo beginnt der aufsteigende Schleifenschenkel mit einer im Medianschnitt keilförmig gegen das Entoderm vorspringende Verdickung, biegt dann geknickt um und endet stark verdünnt in dem Rest der Verbindungsplatte. Bei den anderen Embryonen dieser Suite war von alledem, ausser der kleinen Kerbe an der Stelle, wo der absteigende Schleifenschenkel der Chorda mit dem Ektoderm zusammenhing, nichts zu sehen.

Bei allen drei Embryonen war das etwas nach rechts oder links von der Medianebene abweichende vordere Chordaende solid, ohne Spur einer Höhlung oder Divertikelbildung.

Es fragt sich zunächst, in wieweit die von mir soeben beim Hunde beschriebene „Ergänzungsplatte" auch bei den Embryonen anderer Säugetiere beobachtet worden ist.

Schon Heape (X 42) hat in einem Medianschnitt durch einen Maulwurfembryo seines Stadiums H. (Fig. 34, Taf. XII)

eine solche Entodermverdickung freilich aus einem späteren Stadium abgebildet.

Nach Carius (× 20) bildet der Kopffortsatz und der Entoblast beim Meerschweinchen und Kaninchen mit etwa zwei Urwirbelpaaren am vorderen Embryonalrand eine vollständig zusammenhängende Platte, an welcher eine Grenze zwischen den beiden sie aufbauenden Teilen nicht zu erkennen ist. Diese Platte lässt nur an ihren Seitenteilen drei wohl von einander abgrenzbare Blätter erkennen. Im übrigen aber lassen die dicht aneinander gelagerten Entoblast- und Mesoblastzellen sich weder nach Form noch Grösse von einander unterscheiden.

„Ein Vergleich mit früheren Stadien lehrt jedoch, dass die hohen kubischen Zellen an der Umbiegungsstelle des Vorderendes des Kopffortsatzes Entoblastzellen sind, die demjenigen Teil des Entoblasts entsprechen, der auch in früherer Zeit sich gegenüber den sonst sehr platten grossen Entoblastzellen durch seine Höhe auszeichnet und nach wie vor an dem vorderen Schildrande gelegen ist.“

Nach der Schilderung von Carius verschmilzt das flügelartig vom Primitivstreifen aus nach vorne gewachsene Mesoderm sekundär an der vorderen Cirkumferenz dieser Platte, die an einer bestimmten Stelle von vornherein des Mesoderms entbehrt.

Da im Bereiche der Platte selbst Ektoblast und Entoblast aneinander liegen und erst vor der Platte wieder Mesoblast auftritt, deutet Carius die Platte als erste Andeutung der primitiven Rachenhaut.

Auch die Chorda hängt später im Bereiche des Kopfdarmes noch mit dem Entoblast zusammen und läuft ohne Grenze in denselben aus.

Meine Fig. 60, Taf. XX entspricht dem in Fig. 17 von Carius abgebildeten Medianschnitt eines Kaninchenembryo mit eben deutlicher vorderer Keimfalte mit dem einzigen Unterschiede, dass an Stelle des Divertikels in der Ergänzungsplatte

des Hundes beim Kaninchen nur eine schwache aber deutliche Kerbe abgebildet ist, die sich in besserer Ausbildung auch in dem Medianschnitt der Fig. 16 von Carius findet.

Auch Keibel (× 70) hat die Ergänzungsplatte bei Meerschweinchenembryonen gesehen und in Medianschnitten (Figg. 34, 35, 36, 37) durch Embryonen mit noch undifferenzierter Medullarplatte und in Eröffnung befindlichem Kopffortsatze bis zu solchen mit sechs Urwirbelpaaren abgebildet. Aber er deutet sie ebenso wie Carius irrigerweise nur als Anlage der primitiven Rachenhaut. In den hinteren Rand dieser „Rachenhaut" läuft nach Keibel die Chorda aus. Es liegt diese Stelle, wie Keibel richtig bemerkt, mehr kaudal, als sie Carius beschreibt und abbildet. Auch beim Schwein hat Keibel (4) in Fig. 20 seiner I. Abh. vor dem Kopffortsatz eine 2—3 schichtige Verdickung des Entoderm abgebildet, ohne dessen Bedeutung weiter zu erkennen.

Auf meine eigenen Befunde beim Schafe werde ich später zurückkommen.

Hubrecht (× 62) hat bei Sorex eine schon sehr früh, noch vor der Bildung der Urmundrinne in der vorderen Region des Schildes auftretende scheibenförmige Entodermverdickung als „Protochordalplatte" beschrieben. Sie liefert nach ihm aber im Gegensatze zu Carius und Keibel Mesoderm und später das vordere „entoblastogene" Chordastück. In Spuren einer Ergänzungsplatte läuft auch die Chordaplatte in seinen Figg. 3, 4 und 5 oral von VS aus.

Alle Autoren rechnen die „Protochordalplatte", oder „Anlage der primitiven Rachenhaut" zum Entoderm. Aber während Carius und Keibel sie nur als Anlage der primitiven Rachenhaut betrachten und nur vor derselben Mesoderm finden, haben Hubrecht und ich Mesodermbildung an dem ganzen Rande der Protochordal- oder Ergänzungsplatte und an ihrer dorsalen

Fläche beobachtet und gezeigt, dass sie auch das vorderste Stück der Chorda bildet.

Nicht die ganze Ergänzungsplatte entspricht also der Anlage der primitiven Rachenhaut. Diese bildet sich vielmehr bei Hundeembryonen mit etwa sieben Urwirbelpaaren (Fig. 60, Taf. XX) nur aus dem vorderen medianen Randgebiet der Ergänzungsplatte. Hier grenzt Ektoderm und einschichtiges Entoderm, durch eine deutliche Spalte getrennt, aneinander. Die ursprünglich sehr kleine Anlage der Rachenhaut erhält zwar Entodermzuschuss von der Ergänzungsplatte, aber nicht die ganze Ergänzungsplatte wird in Rachenhaut umgewandelt oder entspricht von vornherein deren Anlage.

Denn da in früheren Serien an Stelle der Rachenhaut (siehe Fig. 59, Taf. XVIII) Ektoderm, Mesoderm und Entoderm vorlagen, so kann die Anlage der Rachenhaut beim Hunde nur durch sekundäre Verdrängung des Mesoderms am vorderen Rande der Verbindungsplatte gebildet worden sein, etwa so wie die Kloakenhaut hinter dem Kaudalende des Embryo.

Meine Angaben über die Ergänzungsplatte stehen nicht isoliert.

Bei Entenembryonen hat Rex (21) in seiner „interepithelialen Zellmasse" ein nach Lage, Bau, Mesodermbildung und Verhalten zum vorderen Chordaende meiner Ergänzungsplatte homologes Gebilde beschrieben. Nur die Art, wie sich aus dieser die Kopfhöhlen bilden, weicht von der von mir beschriebenen Weise ab. Aber das Endresultat ist hier wie dort dasselbe.

Ferner schildert Dorello (22) bei Seps chalcides als „ammasso endodermale" im Vorderkopfgebiet eine undifferenzierte Zellmasse, in welche sich von hinten die Chorda einsenkt. Diese Zellmasse liefert das Mesoderm des Vorderkopfes. Nach vorne kleidet sie später auch die präorale Entodermtasche aus. Aus dieser gehen als seitliche Hohlknospen die Kopfhöhlen hervor

Im Gegensatze zu Rex's Befunden, nach denen die Platte von vornherein Spalten und Höhlenbildungen enthält, ist der „ammasso endodermale" Dorellos, wie meine Ergänzungsplatte, ursprünglich solide. Es ist hier auch die Arbeit von M. v. Davidoff (22a), die mir durch die Liebenswürdigkeit des Verfassers, während des Druckes dieser Abhandlung zuging, einzusehen.

Auch in dem von v. Kupffer (8c) in Fig. 3 S. 7 abgebildeten Medianschnitt von Bdellostoma und in Fig. 1, Taf. I (8e) von Petromyzon läuft die Chorda nach vorne in verdicktes Entoderm, in die Wand der präoralen Entodermtasche, aus.

Eine andere Frage ist es, in wieweit Prenants (23) „lame pharyngienne" der Reptilien zum Vergleiche mit der Ergänzungsplatte herangezogen werden darf. Chiarugis (34) Beschreibung seines Organo preipofisario beim Torpedo bietet dagegen wieder unverkennbare Vergleichungspunkte. Auch auf die polsterförmige Zellmasse Jablonowskis (37) bei Salmonidenembryonen sei hier hingewiesen.

Die Frage nach dem morphologischen Werte der Ergänzungsplatte wage ich, ehe wir nicht über eine besser durchgearbeitete vergleichende Übersicht verfügen, nicht definitiv zu beantworten. Eine Verwechselung dieser Bildung mit dem vorderen Ende des Urdarmstranges ist auszuschliessen. Eventuelle nach dem vom Hunde Gesagten hierüber noch bestehende Zweifel werden durch die Befunde bei Sorex und beim Schafe beseitigt. Bei beiden legt sich die Ergänzungsplatte zeitlich vor dem Urdarmstrang als Verdickung des Dotterblattes an und verschmitzt erst sekundär mit dessen vorderem Ende.

Immerhin ist aber vielleicht schon jetzt die Vermutung erlaubt, dass die Ergänzungsplatte dem bei Amphibien und Reptilien kranial vom vorderen Urdarmende gelegenen, aus verdickten Zellen bestehenden Übergangsgebiete in das Dotterblatt entspricht.

Durch die mehr erwähnte vorzeitige Trennung des ursprünglich einheitlichen Entoderms in ein Dotterblatt und in das Protentoderm des Urdarmstranges ist natürlich auch ein Riss durch die ursprünglich einheitliche Anlage der entodermalen Organe entstanden.

Beide, Dotterblatt und Protentoderm, haben aber die Fähigkeit zur Bildung ihrer Derivate beibehalten und treten, nachdem durch ihre nachträgliche Verschmelzung die ursprüngliche Einheit wieder hergestellt ist, auch wieder zu einheitlicher Organbildung zusammen. Mir scheint überhaupt nur auf diesem Wege das Verständnis für die Bildung eines vorderen Ergänzungsgebietes für Darm, Mesoderm und Chorda möglich.

Dieser Auffassung nach entspräche die Ergänzungsplatte den dotterreicheren und grösseren Zellen, welche sich dem Urdarm nach vorne anfügen [siehe O. Hertwig (× 44) Fig. 4 Taf. 2]. Bei den Reptilien wäre ihr Homologon in den namentlich bei der Eidechse deutlichen verdickten Dotterblattzone vor dem Urdarm zu suchen [siehe Will (13 III) Figg. 36 und 37 Taf. 6]. Parallel der Rückbildung des Urdarmes dürfte dann eine bessere Entwickelung der Ergänzungsplatte zu erwarten sein, während diese bei sehr wohlausgebildetem Urdarm minder entwickelt sein wird. In beiden Fällen aber trägt sie durch ihre Mesodermbildung zur Ergänzung des gastralen Mesoderms bei.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, in wie weit diese Vermutung stichhaltig ist oder nicht.

Das von dem Epithel der Ergänzungsplatte ausgekleidete, rostral von der Anlage des Oberkieferbogens und dorsal von der Insertionsstelle der Rachenhaut beschriebene inkonstante Darmdivertikel (Figg. 38, Taf. XXIV, 66 und 67, Taf. XXVI/XXVII) kann nur als Rudiment einer präoralen Entodermtasche aufgefasst werden. Seine in Fig. 67 abgebildeten Knospen entsprechen, nach ihren Lagebeziehungen zu den

inneren Carotiden und den Augenblasen, Kopfhöhlenrudimenten.

Die erste Angabe über ein präorales Darmrudiment macht v. Kupffer (8d) in seinem interessanten Vortrage über die Deutung des Hirnanhanges.

In der Fig. 9 S. 76 ist in dieser Arbeit ein Medianschnitt durch einen Schafembryo mit noch bestehender Rachenhaut abgebildet. Dorsal von deren Insertion bildet das Pharynxepithel eine knospenartige, mit d_3 bezeichneten Verdickung, gegen welche eine rudimentäre Seesselsche Tasche vorspringt. Nach hinten legt sich dieser Knospe die Chorda an.

In Fig. 10 S. 77 hat sich die beträchtlich vergrösserte Knospe von der Seesselschen Tasche abgelöst und steht mit breiter Fläche mit dem vorderen Chordaende in Kontakt. Beide Knospen deutet v. Kupffer als Rudiment des präoralen Darmes.

Sein schon früher abgebildeter Medianschnitt von einem Entenembryo (8b S. 532 Fig. 6) deckt sich, wenn man von der Scheitelbeuge beim Hund absieht, in überraschender Weise mit meiner Figur 66, Taf. XXVII.

Hier wie dort wird das Dach der Seesselschen Tasche durch eine Zellenanhäufung gebildet, die zwischen dem vorderen Chordaende und dem Boden der Hypophysenanlage über der Basis des Rachenhautrestes und unter dem Vorderhirn gelegen ist. Sie hängt in der Kupfferschen Abbildung mit dem vorderen Chordaende zusammen und besteht aus grösseren und kleineren scharf gegen das Darmepithel abgesetzten Rundzellen. Der ganze Zellkomplex wird als präorale Entodermtasche bezeichnet.

In meiner Figur 66 besteht die Wand der präoralen Entodermtasche aus Epithel. Ihr Dach liefert aber unverkennbar Mesoderm. Nach hinten hängt sie mit der Chorda zusammen.

Die Gleichwertigkeit beider Abbildungen ist evident.

Eine erneute Durchsicht meiner Schnittserien durch Schafembryonen zeigt, dass das von Kupffer beim Schafe abge-

bildete präorale Darmrudiment ebenfalls aus einer Ergänzungsplatte ableitbar ist.

Schon in Schilden von 700 μ Länge mit bis zum hinteren Schildrande reichenden Primitivstreifen ist das Dotterblatt vor der noch freien Urdarmanlage im Bereiche einer rundlichen Zone (Figg. 30 und 32 S. I) verdickt. Seine Zellen sind hier im Gegensatze zu den mehr peripher gelegenen flachen Zellen rundlich oder kubisch, mitunter auch schon geschichtet. Später schichtet sich dann das Epithel hier stets, und diese Stelle entspricht unverkennbar der von Hubrecht (X 62) bei Sorex beschriebenen Protochordalplatte oder meiner Ergänzungsplatte. Sie tritt unabhängig vom Urdarmstrag auf, verschmilzt erst sekundär mit dessen vorderen Ende und bildet wie dieser, so wie ich es vom Hunde beschrieben habe, Chorda und Mesoderm. Der Medianschnitt Fig. 16 Taf. III meiner Abh. S. II zeigt die Ergänzungsplatte zwischen Chorda- und Pleuroperikardialhöhle vor der Anlage der Rachenhaut sehr deutlich. Ebenso bildet sie die Wand des präoralen Entodermtaschenrudimentes. Aber diese tritt, wenigstens in Bezug auf ihre Höhle, beim Schafe in viel weniger klarer Form auf als beim Hunde.

Nach Bildung der Kopffalte findet sich bei Embryonen mit 5—8 Urwirbeln die eben erkennbare erste Anlage der Rachenhaut. Das vor ihr gelegene Darmdivertikel ist aber sehr unregelmässig gestaltet. Es besteht nicht, wie beim Hunde, aus einem kleinen glattrandigen Blindsack mit vorderem Grunde, sondern seine Lichtung ist sehr unregelmässig, oft mit vielen spaltenartigen Ausbuchtungen versehen. Aber hier wie dort besteht die Wand des Divertikels aus verdicktem mitosenreichem Epithel, dessen Aussenfläche hier wie dort Mesoderm produziert. Selbst die chromatophilen Körner fehlen beim Schafe im Epithel des präoralen Darmrudimentes nicht.

Die Querschnitte erinnern oft in unverkennbarer Weise an die von Rex von Entenembryonen gegebenen Bilder. Der von

mir in Fig. 72, Taf. XXV abgebildete Schnitt lässt sich sogar direkt mit der Fig. 4, Taf. VI, von einem Entenembryo mit zwei Urwirbeln vergleichen.

Im lockeren Mesoderm des Vorderkopfes zeigen beide Abbildungen von Epithel begrenzte unregelmässig gestaltete Lücken.

Der von mir abgebildete Schnitt ist der neunte vom Kopfende ab. Weiter kaudal vereinigen sich die fünf in meiner Figur deutlichen Lücken dicht vor der Rachenhautanlage zu einer einzigen grösseren Querlichtung mit dorsomedianer Chordafalte. Nach hinten geht das verdickte Epithel des präoralen Darmrudimentes ins einfache Pharynxepithel über. Von dessen Basalfläche ist das Mesoderm durchweg deutlich getrennt.

Bei Embryonen mit 19 Urwirbelpaaren finde sich nur noch eine kleine blinde Epithelknospe am Rachendach.

Über das Vorhandensein von Kopfhöhlenrudimenten bei Säugern liegt meines Wissens bis jetzt nur eine einzige Notiz von K. W. Zimmermann (25) vor.

Er beschrieb bei einem menschlichen Embryo aus etwa der 4. Woche von 3,5 mm Nackensteisslänge lateral von der Carotis interna und der Rathkeschen Tasche etwas hinter der Augenblase in einer zellenreicheren Gegend des Mesoderms, nahe dem Mundhöhlenepithel drei scharf begrenzte epitheliale Bläschen.

Bei anderen Säugetierembryonen aus den entsprechenden Stadien konnte er keine Andeutungen dieser Kopfhöhlenrudimente finden.

Ausser beim Hunde habe ich an den mir zur Verfügung stehenden Embryonen vom Schafe, Schweine und Kaninchen keine als Kopfhöhlenrudimeute zu deutenden Bildungen gefunden.

Angesichts dieser Sachlage stimme ich Rex vollkommen zu, der unter Berücksichtigung der Litteratur einen Vergleich des prämandibularen Kopfhöhlenpaares beim Vogel, wie ich beim Säuger, mit den Kopfhöhlen anderer Vertebraten bei

den noch bestehenden zahlreichen Widersprüchen für verfrüht hält.

Jedenfalls sind die Kopfhöhlen der Säugetiere ganz ausserordentlich reduzierte und inkonstante Gebilde, wie das präorale Darmrudiment, dem sie entstammen, auch.

Eine Beteiligung des von seinem Mutterboden nachträglich abgeschnürten Darmrudimentes an dem Aufbau der Hypophyse habe ich nicht feststellen können.

Das präorale Darmdivertikel scheint vielmehr beim Hunde und Schafe rasch und spurlos, ebenso wie die Kopfhöhlenrudimente, zu schwinden. Eine Kommunikation der Seesselschen Tasche, respektive des präoralen Darmrudimentes, wie sie J. Nussbaum (26) in Fig. 2 (a. a. O. S. 165) vom Hunde abbildet, habe ich an meinem Material nicht zu Gesicht bekommen. Ich enthalte mich somit jeder Meinungsäusserung über ihre Bedeutung.

Das vordere Chordaende löst sich bald von dem Rest der Ergänzungsplatte, respektive der präoralen Entodermtasche ab.

So lange es mit dem Entoderm in Zusammenhang bleibt, kann die Seesselsche Tasche in sehr wechselnder Ausbildung bestehen oder fehlen. Der Nachweis, in wieweit die „Gaumentasche" Selenkas (× 117, H. 4 und 5) in Beziehung zu Resten des präoralen Darmes oder den Kopfhöhlen steht, bleibt weiterer Untersuchung vorbehalten.

Später degeneriert bekanntlich das vordere Chordaende in wechselnder Ausdehnung und das ganze Rachendach wird dann von einer einschichtigen glatten Epitheltapete überkleidet.

Mit der gegebenen Schilderung lassen sich meine früheren Angaben (Schaf II, Fig. 88) nicht vereinigen, nach denen das vordere Chordaende das blinde Ende des Rachens umkreisend am Ektoderm des Schädelbeins, dicht vor, d. h. nasal von der noch uneröffneten Rachenhaut über der primitiven Mundhöhle unter der Vorderhirnblase oder in dem Rachenhautrest enden

kann (Figg. 18 und 19 der Taf. V S. 2). Ich habe damals schon die mit meiner Schilderung sich deckenden und die ihnen widersprechenden Litteraturangaben berücksichtigt.

Inzwischen konnte Kann (× 65), der unter Selenkas Leitung arbeitete, den von Reichert, Dursy und Müller behaupteten Zusammenhang des vorderen Chordaendes mit dem Ektoderm nicht nachweisen. Die Chorda endet nach ihm vielmehr stets im Entoderm des Schlunddaches.

Nach Keibel (× 70) erreicht in den Stadien vor der Scheitelbeuge die Chorda die Rachenhaut nicht. Nach Carius reicht sie dagegen bis an deren hinteren Rand.

Aus späteren Stadien giebt O. Schultze (27) in den Figg. 167, 169 u. 192 Medianschnitte von 8-, 9- und 10tägigen Kaninchenembryonen.

Die Chorda endet in allen diesen Figuren am Hornblatt der Mundbucht, dicht unter der hinteren Wand der beginnenden Hypophyseneinstülpung.

Dasselbe Verhalten zeigt die Fig. 320 bei Minot (28) von einem 13½ Tage alten Kaninchenembryo.

Dagegen läuft nach Neumayer (38) Fig. 2 das vordere Chordaende eines 3 cm langen Kaninchenembryos in das Entoderm am Dache des Kopfdarmes dicht über der Basis der Rachenhaut aus.

Das Verhalten des vorderen Chordaendes wird aber wichtig bei Entscheidung der Frage, ob Chordateile sich, wie Dursy annahm, am Aufbau der Hypophyse beteiligen oder nicht.

Beim Hunde habe ich von alledem nichts finden können. Wohl aber bestehen Anzeichen dafür, dass die Hypophysenanlage sich beträchtlich verzögern kann.

Fig. 73, Taf. XXIV giebt den Medianschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von ca. 24 Tagen und etwa 9—10 mm Länge, der dem von Bischoff in Fig. 41 abgebildeten entsprach.

Das Amnion war vom Chorion gelöst. Der Embryo, leicht spiralig gedreht, besass kleine Extremitätenschaufeln, Schwanzanlage, vier Visceralbogen und deutlichen Oberkieferfortsatz. Aus dem Hinterende sprosste die noch kleine Allantoisblase.

Die Serie zeigt vor dem Rachenhautrest eine für dies Entwickelungsstadium auffallend zurückgebliebene Hypophysentasche. Die Chorda endet schwach geschlängelt und zugespitzt im Mesenchym des vorderen Schädelbalkens.

Hier hat also die Rückbildung der Chorda begonnen, zu einer Zeit, wo die Hypophysentasche eben erst angelegt wird. J. Nussbaum (26) bildet von einem ebenso langen Hundeembryo in Fig. 1 eine viel weiter entwickelte Hypophysentasche ab. Das vordere Chordaende wird nicht weiter erwähnt.

Die vielfach beobachteten individuellen Schwankungen in der Entwickelung bei sonst gleich weit entwickelten Embryonen gelten also auch für die Hypophysenanlage.

Ganz andere Verhältnisse zeigt die Fig. 74, Taf. XXV von einem allerdings bedeutend älteren Schweineembryo von 12 mm Nackenbeckenlänge, etwa von der Entwickelung wie Keibels (5) Fig. 65, Taf. VII.

Der Rachenhautrest ist vollkommen geschwunden.

Der letzte Rest der Seesselschen Tasche ist eben noch sichtbar. Die Hypophysentasche hat die ventrale flache Hirnwand erreicht und beginnt an der Einstülpungsstelle zu obliterieren. Ihre Rückwand steht nahe ihrem unteren Drittel noch in unverkennbarem Zusammenhange mit der Chorda. Das vordere Chordaende wendet sich in sanftem Bogen in der aus drei Schnitten kombinierten Zeichnung gegen die Wand der Hypophysentasche und endet in ihr stempelförmig verbreitert. Genauere Untersuchung ergiebt am vorderen Chordaende die unverkennbaren Zeichen der Degeneration: verwischte Konturen der schlecht sich färbenden Zellen; Lockerung derselben und Auflösung der an dieser Stelle gequollenen Basalhaut. An dem

vor × gelegenen Chordastück ist die Basalhaut schon aufgelöst. Zwischen × und ×× ist die Chordascheide gequollen und von den Chordazellen abgehoben. Erst von ×× ab umschliesst sie in gleicher Dicke mit scharfen Konturen die Chorda.

Hier endet also die Chorda in einem sehr vorgerückten Stadium noch unverkennbar in der Rückwand der Hypophysentasche. Da ihre Rückbildung eben beginnt, scheint eine Beteiligung am Aufbau der Hypophysenwand ausgeschlossen.

Jedenfalls hat die Chorda hier in früheren Stadien vor der Rachenhaut am Hornblatt der primitiven Mundbucht ihr Ende erreicht.

Diese zwischen einzelnen Individuen und Typen auftretenden Differenzen in der Art der Endigung der Chorda sind sehr auffallend und bedürfen noch genauer Untersuchung[1]).

Wahrscheinlich ist aber schon jetzt, dass der Zerfall der Ergänzungsplatte in ihre Derivate weder zeitlich noch örtlich sich immer in ganz genau derselben Weise vollzieht. Bei der Vielseitigkeit der Organe, die hier in sehr eng begrenztem Gebiete dicht nebeneinander entstehen, sowie bei der mechanischen Einwirkung der Scheitelbeuge, der Rückbildung des Rachenhautrestes und der Seesselschen Tasche, sowie der Einstülpung der Hypophysentasche kann hier jede kleine Verschiebung im normalen Bildungsmodus zu nachträglichen kleineren oder grösseren Anomalien führen.

Als Norm muss ich nach allem, was ich selbst gesehen habe, die Endigung der Chorda an der Seesselschen Tasche respektive am präoralen Darmrudiment betrachten.

Die späteren, oft mit Wucherungen einhergehenden Rückbildungserscheinungen am vorderen Chordaende will ich hier nicht weiter erörtern.

---

1) Auf die Konsequenzen aus diesem Verhalten der Chorda für die Morphologie des Schädels gedenke ich an anderer Stelle einzugehen.

Das Cölom.

Für das erste Auftreten des Cöloms kommen die Embryonen VIII5—X5 mit eben in Abgliederung begriffenem ersten Urwirbelpaare bis zu etwa zehn Urwirbelpaaren in Frage.

Als erste Andeutung einer Cölomation und zwar eines Enterocöloms im Hertwigschen (× 48) Sinne wird in der Regel die kleine von der Urmundhöhle rechts und links ins Mesoderm vorspringende Spalte betrachtet, die wir vom Menschen und von verschiedenen Nagern, Insektivoren, artyodaktylen Huftieren etc. kennen, und die sich nach Fig. 36, Taf. XX auch beim Fleischfresser findet.

Sie schwindet aber bekanntlich nach kurzem Bestehen ohne jede weitere nachweisbare Beziehung zum Auftreten des bleibenden Cöloms, dessen erste Spuren an einer ganz anderen Stelle auftreten, nämlich beim Hunde im Gebiete des Cölomwulstes im Embryo selbst nahe dem Rande der Embryonalanlage.

Hier bemerkt man am Kaudalende und dann rechts und links von der Urmundrinne aber in einiger Entfernung von ihr zuerst im Embryo VIII5 vereinzelte kleine helle lineare Stellen im Cölomwulst. Bald wandeln sich dieselben in horizontale Spalten um, die sich sehr rasch unter Lösung der sie trennenden Zellmassen zu ausgedehnteren horizontalen aber im dorsoventralen Durchmesser noch sehr engen Spalträumen vereinigen. Sie bilden schliesslich einen das Kaudalende des Embryo umgebenden, mehr minder breiten Cölombogen, dessen vordere Schenkel sich dann mit der Pleuroperikardialhöhle in Verbindung setzen (Figg. II, III, V, Figg. 44—49, Taf. XXIV).

Eine ebensolche Spaltung des Mesoderms führt in VIII5 gleichzeitig im Bereiche des Herzwulstes zur Bildung der Pleuroperikardialhöhle. Ihre zuerst paarig angelegten Spalten vergrössern sich, vereinigen sich nach vorne und bilden so ein nach hinten offenes Hufeisen: den pericephalen und lateralen

Teil der Pleuroperikardialhöhle. Sie ist zuerst vom Cölom getrennt, kommuniziert dann nach hinten mit demselben und wird nachträglich (in X 5) durch das Septum transversum wieder von ihr getrennt (Figg. II, III). Sie ist bei Hundeembryonen mit 7—9 Urwirbeln (Figg. 37—40, Taf. XXIV) vollkommen ausgebildet. In ihrem lateral vom Kopfe gelegenen Gebiete ist die viscerale dicke Herzplatte deutlich von der parietalen dünnen Herzbeutelplatte zu unterscheiden (Fig. 42 Hr u. Hb, Taf. XXIV).

Die Verhältnisse liegen also beim Hunde so, wie sie durch Strahl und Carius (31) auch beim Kaninchen und Meerschweinchen beschrieben wurden.

Die erste Cölombildung beim Hunde ist abgesehen von der vom Prostoma ausgehenden Urmundspalte eine wesentlich andere als beim Schafe und nach Keibels (4 u. 5) Angaben beim Schweine.

Örtlich beginnt sie zwar etwa an derselben Stelle wie beim Schafe, wo sie unter dem Schildrande einsetzt, während sie beim Hunde etwas einwärts vom Embryonalrand zuerst auftritt. Zeitlich aber setzt sie beim Schafe und Schweine viel früher ein als beim Hunde. Beim Schafe findet sich, wie ich gezeigt habe, von vornherein eine ringförmige, den Embryo umgebende Exocölomanlage schon an Keimblasen mit noch ganz kleinen Schilden und eben beginnender Bildung des Primitivknotens und -Streifens. Beim Hunde dagegen tritt ihre allererste Andeutung zur Zeit der Abgliederung des ersten Urwirbelpaares auf. Man vergleiche die Fig. 44, Taf. XXIV vom Hunde und Figg. 14 und 22, Taf. IX S. I, um diesen auffallenden Unterschied richtig zu würdigen.

Auch die Art der Cölombildung zeigt bei beiden Tieren wesentliche Unterschiede.

Die frühe Cölombildung beim Schafe in einem noch ganz lockeren aus vereinzelten Zellen und Zellsträngen bestehenden Mesoderm geschieht, wie ich beschrieben habe, dadurch, dass sich die Mesodermzellen zu röhren- oder hohlkugelförmigem

Lücken anordnen, die dann sekundär unter Lösung ihrer Scheidewände zu dem vom Anfang an ringförmigen Exocölom konfluieren, während die sie begrenzenden Mesodermzellen allmählich epitheliale Gestalt annehmen.

Beim Hunde dagegen ist zur Zeit der ersten Cölombildung, ähnlich wie bei den übrigen daraufhin untersuchten Typen, schon kompaktes Mesoderm überall im Embryo und peripher von diesem bis unter den Ektodermwulst hinein gebildet und dieses wird, wie es scheint, unter gleichzeitiger Ansammlung von Urlymphe in den zuerst kleinen Lücken allmählich weiter gespalten. Daneben aber finden sich Bilder, welche an die Cölombildung beim Schafe (und die von Keibel später auch beim Schweine beschriebenen) erinnern. Das sind die im Gebiete der Parietalzone lateral von der Urwirbelplatte oder dem schon segmentierten Gebiete derselben auftretenden, von rosettenförmig angeordneten Mesodermzellen begrenzten Lücken. Ich habe solche oft zu zwei bis drei in einer Horizontalebene nebeneinander gefunden. Sie konfluieren später und werden in das Cölom einbezogen.

Der Gegensatz im primären Auftreten des Exocöloms und sekundären Vorgreifen desselben in den Embryonalleib (Embryonalcölom) findet sich beim Hunde, nicht wie beim Schafe. Die ersten Cölomspuren legen sich vielmehr beim Hunde als embryonales Cölom nach innen vom Schildrand an, und dies vergrössert sich in centripetaler und centrifugaler Richtung nach Art eines Schizolöms.

Bei Embryonen mit 7—10 Urwirbeln umrahmt das Cölom zusammen mit der Pleuroperikardialhöhle den ganzen Embryo (Figg. 37--49, Taf. XXIV).

Es reicht am Kaudalende centralwärts bis an die ventrale Urmundlippe (kaudale Cölomnische, Fig. 49). Im Gebiete der noch offenen Medullarrinne erstreckt es sich bis unter den Embryonalrand (Fig. 44) und im segmentierten Gebiete des Embryo spaltet es das Mesoderm bis zur Mittelplatte. Das dorsale oder Urwirbel-

cölom bildet sich genau in derselben Weise, wie ich es ausführlich vom Schafe beschrieben habe. Ich kann deshalb der Kürze halber auf meine in S. II gegebene Schilderung (S. 45 u. ff.) verweisen.

Peripher ist das Cölom im Bereiche der ventralen Urmundlippe nach Höhe und Fläche am geräumigsten. Es reicht hier schon bis über die Mitte des Ektodermwulstes hinaus, während es seitlich vom Embryo dessen inneren Rand noch kaum erreicht. Dieses Verhalten steht in Zusammenhang mit der beim Hunde als erste Spur des Amnions auftretenden Schwanzkappe (Figg. 51—54, Taf. XXVII).

Die auch in lateraler Richtung zunehmende Geräumigkeit des Cöloms bedingt in den Flächenbildern den „Cölomhof“, die in den Figg. II—V mit C bezeichnete Trübung. Die periphere Cölomgrenze ist aber ohne weiteres in dem Flächenbilde nicht bestimmbar. Sie reicht nach den Serien stets viel weiter peripher als der „Cölomhof“.

Kranial vom Embryo bleibt das vor der Pleuroperikardialhöhle gelegene Mesoderm zunächst ungespalten. Unter dem Kopfe entwickelt sich dann (siehe Amnion) durch Mesodermschwund das Proamnion. Erst peripher von diesem findet sich dann wieder ungespaltenes Mesoderm, in welches die vorderen Cölomschenkel nachträglich übergreifen und sich vor dem Proamnion vereinigen.

Die Wände des Exocöloms bestehen nun aus einschichtigem oder mehrschichtigem parietalen und visceralen Mesoderm. In der Pleuroperikardialhöhle dagegen ist die verdickte Herzplatte Hr (Figg. 41 u. 42, Taf. XXIV) deutlich von der einschichtigen Herzplatte Hb zu unterscheiden.

Erst weiter kranial im Gebiete des pericephalen Bogens der Pleuroperikardialhöhle verwischt sich dieser Dickenunterschied und beide Anlagen bestehen aus einer ziemlich gleich dicken Zellschicht mit alternierend oder einreihig gestellten Kernen.

Die Cölombildung vollzieht sich beim Hunde im Gegensatz zu den Typen mit sehr früh reduziertem spindelförmigen Dottersack (Schaf, Schwein) in den wesentlichen Punkten ähnlich wie beim Kaninchen und wohl bei allen Säugetierembryonen mit grossem Dottersack. Sie greift dann peripher zunächst immer noch durch eine breite ringförmige Zone ungespaltenen Mesoderms mit unregelmässig gezacktem Rande begrenzt, weiter und weiter bis zum Gegenpol der Fruchtblase.

Hier aber verbindet noch lange Zeit ungespaltenes Mesoderm den Dottersack mit dem Chorion. Es besteht mit anderen Worten längere Zeit ein Omphalochorion.

Wann dasselbe zu schwinden beginnt, kann ich nicht sagen. In einer Fruchtblase mit einem 2,2 cm langen Hundeembryo fand ich die Nabelblase frei im Chorion liegen und von der Allantois allseitig überdeckt.

Auf Grund meiner Erfahrungen beim Hunde sehe ich keine Veranlassung dazu, meinen schon auf S. 64, S. II, präzisierten Standpunkt bezüglich der Frage, ob den Säugern ein Enterocöl oder ein Schizocöl zukommt, zu verändern.

So lange das erste Auftreten des Cöloms und Mesoderms in Säugetierembryonen noch so fragmentarisch wie zur Zeit untersucht ist, und wir kaum über ein paar Typen verfügen, bei denen das erste Auftreten des Cöloms genau bekannt ist, sage ich nach eigener Untersuchung: non liquet. Andere mögen sich durch Zusammenstellung schematischer Abbildungen einzelner Schnitte ihre Theorien bilden, deren Berechtigung und Lebensfähigkeit die Zukunft beweisen wird.

Das Amnion.

Als erste Spur des Amnions tritt bei Hundeembryonen mit 10 Urwirbeln, ähnlich wie beim Opossum und der Maus nach

Selenka (× 117), die Schwanzkappe des Amnions auf (Fig. V).

Es leitet sich also beim Hunde die Amniosbildung später ein, als nach Fleischmanns (× 29) Beobachtungen bei der Katze und sie beginnt im Gegensatze zu ihr mit der Anlage der Schwanzkappe, während bei der Katze zuerst die Kopfkappe auftritt. Dieser Unterschied in der Amnionbildung zweier so nahestehender Familien einer und derselben Ordnung zeigt, wie vorsichtig man in der theoretischen Verallgemeinerung embryologischer Befunde sein muss, wenn man nicht in schwere Irrtümer verfallen will.

Das Kopfende des Embryo XI, (Fig. VII) mit 12 Urwirbeln, war ausnahmsweise früh von einer besonders weit entwickelten Kopfkappe umschlossen, die nach der Untersuchung in der Schnittserie aber den Bau des Proamnions zeigte.

Das noch weite Amniosloch (Mehnert [29]) lag zwischen ×—× auffallend weit nach hinten, noch weiter kaudal als bei dem Embryo 37 B Taf. VII, mit 12—13 Urwirbeln von Bischoff). Bischoff macht übrigens über die Amniosbildung des Hundes keine speziellen Angaben.

Die Geschwister des Embryo XI 6 zeigten ein viel weniger ausgiebig entwickeltes Proamnion.

Dagegen zeigten ihre Schwanzkappen etwa die gleiche Ausbildung wie bei XI 6. Demgemäss war bei ihnen auch das Amniosloch viel grösser als bei XI 6.

In der Regel tritt der Verschluss des Amnios frühestens bei Embryonen mit ca. 20 Urwirbeln ein. Der Amnionnabel liegt durch einen ganz kurze Zeit bestehenden und nur sehr kurzen Amniosnabelstrang mit dem amniogenen Chorion verheftet entweder über der Nackenkrümmung oder, wie in Fig. X, noch weiter kranialwärts dorsal vom Ganglion trigemini.

Ein Vergleich mit Bischoffs Fig. 38 B, Taf. VIII, von einem Embryo desselben Entwickelungsstadiums, wie meine

Fig. X zeigt dort einen wesentlich weiter kaudal inserierten Amniosnabelstrang.

Ort und Zeit des Amniosverschlusses unterliegt also beim Hunde denselben nicht unbeträchtlichen Schwankungen wie bei den übrigen daraufhin untersuchten Amnioten.

Die Art und Weise, wie die sich vertiefende kaudale Cölomnische zur Abhebung der Schwanzkappe und ihrer Abspaltung aus der ventralen Urmundlippe führt, ist aus den Figg. 52—54, Taf. XXVII der Serie X 5 ersichtlich.

Die Fig. 54 giebt den 7. Schnitt vom Kaudalende her. Das parietale Mesoderm ist sehr dick und namentlich am Kaudalende aber auch an den Seiten der Schwanzkappe uneben. Es hängt durch eine ziemlich breite solide Brücke mit dem Mesoderm des amniogenen Chorions zusammen und verbindet sich in bedeutender Ausdehnung in Form einer querovalen Platte mit dem Ektoderm des amniogenen Chorions (Fig. 53).

Im Reste der dorsalen Urmundlippe, ebenso wie im Amnionmesoderm, das die Verbindung mit dem amniogenen Chorion bildet, finden sich wieder die schon vielfach erwähnten chromatophilen Körner.

Im weiteren Verlaufe nach vorne wird das Amniosmesoderm glatter und dünner (Fig. 52).

Unter dem Kopfe des Embryo beginnt die Bildung des Proamnions.

Bis zum Auftreten von ca. 10 Urwirbelpaaren besteht das vor, respektive unter dem Kopfe gelegene Gebiet der Keimblase peripher von der pericephalen Pleuroperikardialhöhle aus Ektoderm, ungespaltenem Mesoderm und Dotterblatt (Figg. 31, Taf. XXIII u. 59, Taf. XVIII).

Es fehlt also noch jede Spur eines Proamnions.

Bald aber schwindet das Mesoderm unter dem Kopfe (Fig. 61, Taf. XXV) indem es sich zuerst vor der Pleuroperikardialhöhle stark verdünnt. Statt einer kontinuierlichen Mesodermplatte

findet man nun nur vereinzelte im wesentlichen radiäre Zellstränge, welche die Wand der pericephalen Pleuroperikardialhöhle mit der peripheren, noch kontinuierlichen Mesodermplatte noch kurze Zeit verbinden. Diese Stränge reissen dann ein und werden in die Wand der Pleuroperikardialhöhle und in die periphere Mesodermplatte einbezogen.

Die ursprünglich kleine unter der Mundbucht und den Augenblasen gelegene mesodermfreie Stelle nimmt zuerst in sagittaler, dann aber auch in transversaler Richtung zu und es kommt so zur Bildung eines wohl entwickelten Proamnions.

Die Bildung des Proamnions beim Hunde ist somit keine primäre durch Fehlen des Mesoderms an dieser Stelle bedingte, sondern eine sekundäre durch nachträglichen Schwund des ursprünglich hier vorhandenen Mesoderms veranlasste.

Auch bei der Katze vermisste Fleischmann zuerst das Proamnion vor der Medullarplatte. Es bildet sich nach ihm erst später und er führt die Rückbildung des Mesoderms bei der Proamniosbildung auf den Druck des vornübergekrümmten Kopfes zurück.

Da sich beim Hunde aber der Mesodermschwund schon deutlich zeigt, ehe die Kopfbeuge auftritt (Fig. V), wird diese Erklärungsweise hinfällig. Ich vermag keine stichhaltige Erklärung für diese eigentümliche Art der sekundären Proamnionbildung mit Rückbildung des Mesoderms der Kopfamniosgrube (Mehnert), wie man sie im Vergleiche mit der primären Proamnionbildung bei ursprünglichem Mesodermmangel bezeichnen könnte, zu geben.

Meine Schilderung der Bildung des Proamnions beim Hunde stimmt mit den Angaben Duvals (30).

Bei Embryonen mit 13 Urwirbeln findet sich ein sehr wohl entwickeltes Proamnion.

In seinem Bereiche sind die Entodermzellen sehr stark ab-

geflacht, an seinem Rande dagegen kubisch. Nun erst stülpt sich der Kopf in der bekannten Weise tief ins Proamnion ein.

Über die Art und Zeit, wie das Proamnion später durch sekundäres Einwachsen des Mesoderms ins bleibende Amnion umgewandelt wird, habe ich keine Beobachtung machen können. In der Suite XII reichte das Proamnion von der Amnioswurzel aus, ähnlich, wie wir es vom Kaninchen wissen, bis über den Nacken des Embryo.

Die Allantois.

Bischoff vermisste (a. o. O. S. 99) bei einem Hundeembryo von ca. 16 Tagen nach der letzten Begattung mit primärer Augenblase, Labyrinthbläschen und 3 Visceralbogen noch jede Spur der Allantoisanlage. Der Embro entsprach somit etwa meinem Embryo Fig. X.

Bei dem Embryo 39 Taf. IX fand Bischoff dagegen den Enddarm, „durch Verwachsung der Darmrinnenränder geschlossen". Bischoff schildert an diesem Embryo schon eine rundliche Schwanzspitze (a. a. O. S. 100) und unter ihr „zwei schwache hügelige Hervorragungen", die er als erste Anlage der Allantois betrachtet (Fig. 39 A).

Er hält die erste Allantoisanlage für solide und paarig. Erst sekundär soll sich die Allantoishöhle mit dem Darme in Kommunikation setzen. Zwölf Stunden später stand die Allantois offenbar mit dem Darme in Kommunikation und trug angeblich die Spuren einer „Verschmelzung aus zwei Hälften an sich, in dem sowohl ihr höchster freier Rand in der Mitte etwas konkav eingebogen war, als auch an ihrer hinteren Wand, wenn man die Blase gegen den Kopf beugte, eine rhombische, in ihre und die Darmhöhle führende Spalte bemerklich war", welche Bischoff ebenfalls als Überrest der früheren Trennung beider Hälften betrachtet. „Dass diese Öffnung nicht der After war, beweist ihr Verschwinden auf dem nächsten Stadium"

(Fig. 40 A u. B, Taf. X). Die Allantois besitzt schon in diesem Stadium ein deutliches Gefässnetz.

Nach weiteren zwölf Stunden hatte sich die kleine blasenförmige Allantois bei Embryo 41 B Taf. X schon dem Chorion angelegt. Sie wächst nun rasch an der rechten Seite des Embryo weiter, verdrängt die Nabelblase nach links (Fig. 42 Taf. XI) und bekleidet das Chorion mit Ausnahme eines schmalen Streifens, wo ihm die Nabelblase noch anliegt (Omphalochorion) bis in die Eispitzen.

Diese für die späteren Verhältnisse im ganzen vollkommen richtige Schilderung bedarf hinsichtlich der Angaben über die erste Anlage der Allantois einiger Korrekturen.

Schon bei Embryonen ohne Urwirbel (Serie VIII) findet man unter der ventralen Urmundlippe und in deren Pheripherie eine querovale Zone von verdicktem Entoderm. Ihre Zellen sind im Gegensatze zu den flachen übrigen Dotterblattzellen kubisch. Die Verdickung hängt nach hinten und seitlich mit den Andeutungen des Entodermwalles zusammen. Axial läuft sie in einen verdickten Streifen unter der Medullarfurche aus, die unter dem Urdarm sich verflacht (Figg. 20, 21, 22, Taf. XXI).

Bei Embryonen mit ca. 8—10 Urwirbeln ist dieses „Allantoisentoderm" meist sehr deutlich.

Die erste Andeutung der Allantoisanlage erscheint somit sehr früh, noch ehe irgend eine äussere Spur derselben zu erkennen ist, als flache querovale oder rundliche Entodermverdickung unter der ventralen Urmundlippe und in deren Peripherie.

Bischoffs „Schwanzhöcker" entspricht nicht der Anlage des Schwanzes, sondern der Allantoisknospe, deren Höhle von Anfang an mit der Darmhöhle kommuniziert, denn sie ist nur ein Divertikel des Enddarmes.

Der Allantoishöcker liegt ursprünglich noch in einer Flucht mit der Darmachse.

Auch O. Schultze (27) hat in Fig. 53 S. 47 in dem Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo den Allantoishöcker als Endwulst bezeichnet. Der Endwulst oder Schwanzknoten liegt aber nicht, wie in seiner Abbildung, im Cölom, sondern in der Amnioshöhle dicht vor der Schwanzkappe (vergleiche auch meine Figur 56, Taf. XXVI).

Die mesodermale Wand der Allantoisanlage ist anfänglich sehr dick und ihre Aussenfläche uneben.

In Folge der weiteren Ausbildung des Endwulstes klappt die Allantois, in bekannter Weise um ihre Querachse rotierend, ventral um. Ihre an Dicke noch wesentlich zunehmende Mesodermwand (Fig. 58, Taf. XXVII) enthält schon sehr früh 56, 57 und 58 mit Endothel bekleidete aber noch blutlose Gefässe (Vasa serosa).

Die Allantoishöhle von Fig. 56 ist noch mit deutlich verdicktem, z. T. pallisadenförmigen Entodermzellen ausgekleidet, die sich erst gegen die Darmrinne und den Dottersack zu abflachen.

Sehr bald bekommt die Allantoishöhle eine sehr unregelmässige Gestalt. Eine glatte Wandfläche wie in Fig. 57 kommt nur in den frühesten Stadien ihrer Anlage vor. Sehr bald springen von der anfänglich engen Höhle tiefe und unregelmässige Spalten in die dicke Allantoiswand ein und zerklüften diese in ähnlicher Weise, wie das ja noch von anderen Säugetieren, z. B. vom Kaninchen, bekannt ist.

Später flachen sich diese Divertikel und ihre Epitheltapete wieder ab und die innere und äussere Wandfläche der Allantois glätten sich.

Von einer paarigen Allantoisanlage habe ich ebensowenig eine Spur finden können, wie von der von Bischoff in Fig. 40 A Taf. IX abgebildeten diese paarigen Anlagen teilweise trennenden und in die Allantoishöhle führenden rautenförmigen Spalte, die ich alst Artefakt betrachten muss.

Ich gebe gerne zu, dass man mitunter auf der eben angelegten Allantois die Spur einer seichten medianen Rinnenbildung bemerken kann (Fig. 57). Aber deren Inkonstanz, der Mangel jeder Andeutung von ihr auf der Innenfläche der Allantoiswand und ihr stets sehr rauhes Verstreichen (Fig. 58) berechtigen nach meinen Erfahrungen nicht zur Annahme einer paarigen Allantoisanlage beim Hunde.

Die Art und Weise, wie sich die Allantois dem amniogenen Chorion anlegt und dieses als Allantochorion vaskularisiert, habe ich schon in Kürze beschrieben.

Ebenso habe ich meiner Schilderung des

Dottersackes

und des

Omphalochorions

nichts zuzufügen.

Bezüglich des

amniogenen und Allanto-Chorions

muss ich auf die schon in H. I citierten Arbeiten von Strahl, van Beneden, Masius, Heinricius, Lüsebrink, Duval u. a. verweisen, da mein Material zu einer erschöpfenden Beschreibung dieser Fruchthüllen nicht ausreicht.

Benützte Litteratur.

Die mit × bezeichneten Zahlen im Text beziehen sich auf die von Keibel in 4 und 5 dieses Verzeichnisses citierte Litteratur.

1. Bonnet, Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. Tafel XXX/XXXV. S. 421. 1897. Citiert unter H. 1.
2. — Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., S. 170, Taf. IX—XI. 1884. Citiert unter S. 1.
3. — Dasselbe. Fortsetzung ebenda. S. 1, Taf. I—VI. 1889. Citiert unter S. 2.
4. Keibel, Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. I. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von S. Schwalbe. Jena 1893.
5. — Dasselbe. II. Ebenda. 1896.
6. Weysse, On the Blastodermic Vesicle of Sus scrofa dom. Proceed. Americ. Acad. of Arts and Sc. Vol. 30, 1894.
7. Born, Erste Entwickelungsvorgänge. (Furchung, Gastrulation und die sich daran anschliessenden Prozesse). Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. von Merkel und Bonnet. Bd. 1, S. 487. 1892.
8. v. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882, S. 1 u. ff. Taf. I—IV. 1882, S. 139 u. ff. Taf. VIII/IX, 1884, S. 1 u. ff.

8a. — Die Entwickelung von Petromyzon. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, S. 469. 1890.

8b. — Die Entwickelung des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 2. 1892.

8c. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. H. 1, S. 1. 1899.

8d. — Die Deutung des Hirnanhanges. Ebenda 1894. S. 59.

8e. — Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. H. 2: Die Entwickelung des Kopfes von Petromyzon Planeri. München 1894.

8f. v. Kupffer, Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebn. d. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 2. 1893.
9. van Beneden, Recherches sur le premiers stades du développement du Murin Anat. Anz. Bd. 16, S. 305. 1899.
9a. — et Julin, Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères. (Lapin et cheiroptères) Arch. de Biol. T. V. 1885.
10. Assheton, The primitive Streak of the Rabbit the causes which may determine its Shape, and the Part. of the Embryo formed by its Activity. Quart. Journ. V. 37, p. 191. 1895.
10a. — The segmentation of the Ovum of the Shape. Quart. Journ. micr. Science. N. S., Vol. 41, Nr. 162, p. 205—262. Tab. XV—XVIII.
10b. — Development of the Pig, ebenda N. S. 163. Vol. 41, S. 329—360. Taf. XXV—XXVIII.
11. Duval, Études sur l'embryologie des Cheiroptères. Journ. de l'anat. et phys. 1895—1897. Tome 31, p. 93—160, p. 427—474, Tome 32, No. 2, p. 105—164. No. 4, p. 420—454, Tome 33, No. 1, p. 1—31, 1897.
11a. — La placenta des carnassiens. Journ. de l'Anat. et phys. 1893.
11b. — La segmentation et la formation du blastoderme. Annales de gynécologie et d'obstétr. Tome 46, No. 10, p. 385—421. 19 Fév. 1896.
12. Mitrophanow, Über den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten. Verhandl. d. anat. Gesellschaft. S. 218. 1898.
13. Will, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko. Zool. Jahrb. Bd. 6, 11 Taf., S. 1. 1882. — II. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte. Ebenda. Bd. 6, 5 Taf., S. 529. 1893. — III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse. Ebenda. Bd. 9, 7 Taf., S. 1. 1895.
13a. — Die neuesten Arbeiten über die Keimblattbildung der Amnioten. Zool. Centralblatt. Jahrg. I, Nr. 4, 5 u. 8.
13b. — Über die Urmundtheorie und ihre Anwendung auf die amnioten Wirbeltiere. Aus d. Vers. d. Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg. Jahrgang 49. Abt. 2, S. 10—13.
13c. — Über die Verhältnisse des Urdarmes und den Canalis neurentericus bei der Ringelnatter. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin. Mathemat.-physik. Klasse 1898, S. 609—618.
14. Schauinsland, Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. 2 Taf., Bd. 15, S. 309. 1899.
15. Lwoff, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesodermes bei den Wirbeltieren. Moskau 1894.
16. Lieberkühn, Über den Medullarspalt bei Säugetierembryonen. Marburger Sitz.-Ber. S. B. 1883. S. 27.
17. Koelliker, Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitz-Ber. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg 1882
18. O. Hertwig, Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39, H. 3. 1892.
19. Davenport, The Primitive Streak and notochordal Canal in Chelonia. Radcliffe College Monograph. No. 8. Boston 1896.

20. Seessel, Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarmes. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrgang 1877, S. 464.
21. Rex, Das Mesoderm im Vorderkopf der Ente. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 50, H. 1, S. 71. 1 Taf., 12 Textfig. 1898.
22. Dorello, Studi embryologici sui Rettili Parte prima, osservazioni e Considerazioni sullo sviluppo delle cavità cefaliche negli Embryoni della Seps chalcides. p. 215, I Tab. Ricerche fatte nel laboratorio die Anatomia normale della Univ. di Roma. Publicate dell Prof. Todaro. Vol. VII. fasc. 3 e 4. 1900.
22a. M. v. Davidoff, Über präoralen Darm und die Entwickelung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien. Festschrift zum 70. Geburtstage C. v. Kupffers. 1899.
22b. — Die Urmundtheorie. Anat. Anz. Jahrg. VIII, Nr. 12/13, S. 397—404.
23. Prenant, Un organ nouveau de l'embryon de reptile comparable à l'hypochorde des Ichthyopsides. Bibliogr. anat. 1897. T. V, p. 271—273.
24. Chiarugi, Di un Organo epitheliale situato al dinanzi della Ipofisi e di altri punti relativi allo sviluppo della Regione ipofisaria in Embrioni di Torpedo ocellata. Monit. Zoolog. Ital. anno IX, p. 37—56. 17 Textfig. 1898.
25. Zimmermann, K. W., Über Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Arch. f. mikr. Anst. Bd. 53, S. 481, 1 Taf. 1898.
26. Nussbaum, J., Einige neue Thatsachen zur Entwickelungsgeschichte der Hypophysis cerebri bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 12, S. 191. 1896.
27. O. Schultze, Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Menschen und der Säugetiere. 1897.
28. Minot, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894.
29. Mehnert, Über Entwickelung, Bau und Funktion des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen an Emys lutaria taurica. Morphol. Arbeiten. H. 2, 4 Taf. 1894
30. Strahl und Carius, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. S. 242. 1889.
31. Hubrecht, Die Phylogenese des Amnion und die Bedeutung des Trophoblasts. Amsterdam 1896. 4 Taf., 67 S.
31a. — Die Keimblase von Tarsius, ein Hülfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugetierordnungen. Festschr. zum 70. Geburtstage von C. Gegenbaur. Bd. 2, S. 147—178. 1 Taf., 15 Textfig. 1896.
32. Valenti, Sopra i primitivi rapporti della extremita cephaliche della chorda dorsale e del intestino. Atti Soc. Toscan. di sc. nat. in Pisa. 1897. (War mir nur als Referat in Schwalbes Jahresbericht zugänglich).
33. Hatschek, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verhandl. d. zool. Gesellschaft in Göttingen 1893. Leipzig 1894.
34. Kopsch, Eyperimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verh. d. anat. Gesellsch. XII. Vers. Kiel 1898.
35. C. Rabl, Vorwort zur Theorie des Mesoderms. Leipzig, Engelmann 1894.
36. Garbowski, Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. Anat. Anz. Bd. 14, Nr. 19 u. 20. S. 473 u. ff. 1898.

37. Jablonowski, Über einige Vorgänge in der Entwickelung des Salmonidenembryos, nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für die Beurteilung der Bildung des Wirbeltierkörpers. Anat. Anz. B. 14, Nr. 21, S. 532 u. ff.
38. Neumayer, Studie zur Entwickelungsgeschichte des Gehirnes der Säugetiere. Gratulationsschrift zum 70. Geburtstage C. v. Kupffers. 1899.
39. Ravn, Über das Proamnion besonders bei der Maus. Arch. f. Anat. u. Entwicklg. Jahrg. 1895, S. 189 u. ff.
40. Peebles, Some experiments on the Primitiv Streak of the Chik. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII, S. 405—429. Taf. IX.
41. Sobotta, Beobachtungen über die Gastrulationsvorgänge beim Amphioxus. Verhandl. d. med. phys. Gesellsch. zu Würzburg. Nr. 4. XXXI. S. 101—122. 1897.
42. Rossi, Sulla formazione e sul destino del Blastoporo negli Anfibi urodeli I. Nota preliminare: La doccia dorsale e la sutura dorsale nella Gastrula di Salamandrina perspicillata. Arch. f. Entw-.Mech. Bd. V, S. 587—590.
43. v. Erlanger, Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Entwicklgsgesch. 1891.
44. Kollmann, J., Über Spina bifida u. Canalis neurentericus. Anat. Anz. Jahrg. VIII, Ergänzungsh. S. 134—156.
45. His, W., Über die Verwachsung von Selachierkeimen, besonders über die Untersuchg. v. Urmund u. Primitivstreifen. Verh. deutsch. Naturf. auf d. 66. Versamml. in Wien. T. 2, Abt. 2, S. 400—401.
46. van Bambecke, Le silon médian ou raphé. gastrulaire du Triton alpestre. Arch. de Biol. T. 17, 2, S. 147—162.
47. Wilson, Primitiv Streak and Blastopore of the Bird Embryo. Journ. of the Elisa Mitchell scient. Society V. X; P. 2. 1894.
48. Braus, Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. N. F. Bd. 52, H. 3, 4, S. 512—514.
49. Gurwitsch, Über die formative Wirkung des veränderten chem. Mediums auf die embryonale Entwickelung. Versuche am Frosch- und Krötenei. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. III, 1896, S. 219—260.

Tafelerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

a Ch amniogenes Chorion.
Ag B Augenblase.
All Allantois.
Allh Allantoishöhle.
Am Amnion.
Amn Amnionnabel.
Amst Amnionnabelstrang.
Amw Amnionwulst.
Ao Aorta.
Blg Blutgefässe.
Blp Blastoporus.
C Cölom.
Ch Chorda.
Chp Chordaplatte.
Cl Kloakenhaut.
C C N kaudale Cölomnische.
C N kaudaler Neuroporus.
D Dotterblatt.
Ds Dottersack.
E Ektoderm.
E_1 Teil des Dotterblattes, das später zum Entoderm wird, Entoderm.
EW_1 Endwulst, Schwanzknospe, Teloblast.
Gg Gastrula- oder Primitivgrube.
Gk „ „ „ knoten.
S Nv Ganglion Nervi trigemini.
G z Gefässzellen.
End Endothel.
E P Ergänzungsplatte.

S E Schildektoderm.
K E Keimblasenektoderm.
E W Ektodermwulst.
Hb Herzbeutelplatte.
Hp Hirnplatte.
Hr. Herzplatte.
Hy Hypophysenanlage.
Hz Herzwulst, Herz.
K Am Kopfkappe des Amnion.
v. Kf vordere Keimfalte.
M Mesoderm.
Mp Medullarplatte.
Mp_1 Membrana prima.
Mr Medullarrinne.
po D präorales Darmrudiment.
Pr A Proamnion.
P Ph Pleuroperikardialhöhle.
R F Rückenfurche.
Rh Rachenhaut.
S Am Schwanzkappe des Amnion.
s Amf seitliche Amnionfalte.
Ud Urdarm.
Udp Urdarmplatte.
d Ul dorsale Urmundlippe.
v Ul ventrale Urmundlippe.
U R Urmundrinne.
d Ur dorsaler Urdarmwulst.
v Uw ventraler Urdarmwulst.
1 Uw erstes Urwirbelpaar.
V H Vorderhirn.
Z H Zwischenhirn.
M H Mittelhirn.
H H Hinterhirn.
N H Nachhirn.

Alle Maasse sind am fixierten Embryo gewonnen oder aus den Schnitten kombiniert. Die Embryonen I—X sind bei 15facher Vergrösserung und zwar die Figuren I—VII nach tingierten und aufgehellten, die Figuren VIII—X nach fixierten untingierten und undurchsichtigen Präparaten gezeichnet.

Fig. I. Embryo IX [1]). Länge 5 mm. 6 Urwirbelpaare. Hirngliederung Pleuroperikardialhöhle; Cölom.

Fig. II. Embryo IX 2. Länge 4,2 mm 7 Urwirbelpaare; rechts und links neben den stark verbreiterten Kopfplatten die Anlage der Pleuroperikardialhöhle und die Herzrinne. Anlage des Vorderhirnes, Zwischenhirnes, Mittel-, Hinter- und Nachhirnes.

Fig. III. Embryo X 3. 4 mm lang. 8 Urwirbelpaare und sehr deutlichen Hirngliederung. An der Medullarrinne Neuromeren. Endwulst.

Fig. IV. Ventralansicht desselben Embryo. Vordere Darmbucht, erweiterte Pleuroperikardialhöhle mit deutlicher Herzanlage. Hinter dem Endwulst Rest der Urmundrinne. Hirnschnabel.

Fig. V. Embryo X 5. Länge 5,7 cm. 10 Urwirbelpaare. Hirnplatte im Bereiche der Hirnanlage sowie das Medullarrohr bis zum 5. Urwirbelpaar geschlossen. Schwanzkappe des Amnios.

Fig. VI. Ventralansicht desselben Embryo. Stark vertiefte vordere Darmhöhle, über ihr die paarige Herzanlage der Verwachsung nahe mit den Omphalomesenterialvenen. Noch seichte hintere Darmbucht.

---

1) Die den Figurenzahlen beigesetzten lateinischen Nummern entsprechen den Bezeichnungen der in der Tabelle auf S. 452, H. 1 aufgeführten Embryonen. Neben der lateinischen Zahl ist die Nummer des abgebildeten Schnittes vermerkt.

Fig. VII. Embryo XI 6. Länge 5,8 mm. 12 Urwirbelpaare. Ausser der Schwanzkappe des Amnion besteht nun auch eine mit ihrem Rande bis etwa zum 9. Urwirbelpaare nach rückwärts reichende Kopfkappe. Durch Einreissen derselben wurde das Kopfende des Embryo entblösst. Ohrgrübchen. Gefässbildung auf dem Dottersack.

Fig. VIII. Embryo XII l_1 mit ca. 16 Urwirbelpaaren von 6 mm Länge. Das Amnion ist bis auf den noch weit klaffenden Amnionnabel geschlossen. Ohrgrübchen sehr deutlich. Scheitellänge. Endwulst.

Fig. IX. Embryo l_3 mit 19 Urwirbelpaaren. 6 mm Länge. Ventralansicht von der Dottersackhöhle aus. Das amniogene Chorion hängt an der Uterusmucosa. Augenblasen, 3 Paar Visceralbogen. Herz. Darmrinne. Allantoisanlage, eben deutliche Darmrinne. Man sieht von der Dottersackhöhle aus durch die durchsichtige Dottersackwand das Herz, den vom Amnion umschlossenen Kopf und die Darmrinnenwand. Der Embryo hängt mit dem amniogenen Chorion noch an der Mucosa uteri.

Fig. X. Seitenansicht des Kopfes von Embryo XII r_3 Länge 6,2 mm. 20 Urwirbelpaare. Amnionnabelstrang inseriert dorsal vom Trigeminusganglion. Ohrbläschen, Augenblase, Oberkieferfortsatz eben in Bildung. Vier deutliche Visceralbogen.

Fig. 1—5. Serie von Embryo VII 1. Die Lage der Schnitte ist in der Textfigur 1 eingetragen. Vergrösserung ca. $^{240}/_{1}$.

Fig. 6—9. Serie von Embryo VII 2. Vergr. ca. $^{240}/_{1}$. Siehe Textfigur 2.

Fig. 10—22. Serie von Embryo VIII 2. Siehe die Figur 20 der Tafel XXXIV/XXXV d. I. Abh, Vergr. ca. $^{240}/_{1}$. Fig. 16a. Schnitt durch den Schildrand von VIII 2. Vergr. ca. $^{400}/_{1}$.

Fig. 23—29. Serie von Embryo VIII 3. Vergr. ca. $^{240}/_{1}$. Siehe die Fig. 21 d. I. Abb.

Fig. 30. Dorsalansicht des Blastopurus von VIII 2. Vergr. $^{240}/_{1}$.

Fig. 31—36. Serie durch den Embryo VIII 5, Fig. 23 d. I. Abh.

Fig. 37—49. Serie durch den Embryo X 4 mit 9—10 Urwirbelpaaren. Die Lage der Schnitte ist in dem kongruenten Emrbyo X 3, Fig. III markiert. Vergr. ca. $^{240}/_{1}$.

Fig. 50—54. Querschnitte durch den Embryo X 5, Fig. V. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 55. Querschnitt durch den Medullarspalt von Hund XI. Vergr. ca. $^{240}/_{1}$.

Fig. 56. Medianschnitt durch das Kaudalende von Embryo XII l_1. Vergrösserung $^{100}/_{1}$.

Fig. 57. Querschnitt durch den Endwulst eines Embryo der Seite XII l_3 mit 10 Urwirbeln. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 58. Querschnitt durch das Ende des Endwulst und der Allantois des Embryo XII r_3 mit 20 Urwirbeln. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 59. Rekonstruktion des Medianschnittes durch die Ergänzungsplatte von VIII 3. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 60. Medianschnitt durch das Kopfende von Embryo X 2 mit 7 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. $^{150}/_{1}$.

Fig. 61—64. Querschnitte durch den Kopf von Embryo X 5, Fig. V. Die Lage der Schnitte ist in Fig. V markiert. Vergr. ca. 150/1.

Fig. 65. Medianschnitt durch den Embryo XII l_1 mit 16 Urwirbeln. Schwache Vergrösserung.

Fig. 66. Medianschnitt durch den Embryo XII r_1 mit ebenfalls 16 Urwirbelpaaren. Vergr. ca. 240/1.

Fig. 67—71. Querschnitte durch den Kopf und das präorale Darmrudiment des Embryo XII r_1, Vergr. ca. 150/1.

Fig. 72. g. Querschnitt vom Kopfende ab durch den Schafembryo XXIII b. mit 6 Urwirbelpaaren. Vergl. den ebensoweit entwickelten Embryo XXXIII a Fig. 5, Taf. I, Abh. II (Schaf). Die dorsale Öffnung entspricht der sich dorsal aus der Ergänzungsplatte abschnürenden Chordarinne. Ausser ihr finden sich noch 4 weitere vom Epithel der Ergänzungsplatte begrenzte nach hinten in den Darm führende Öffnungen, die Anschnitte von Divertikelbildungen des präoralen Darmrudimentes.

Fig. 73. Medianschnitt durch den Kopf eines Hundeembryos von circa 24 Tagen mit 4 Visceralbogen, durchbrochener Rachenhaut; Chorion von dem Amnion gelöst; kleine blasenförmige Allantois, Extremitätenschaufeln. Verzögerte Anlage der Hypophyse. Rückbildung des vorderen Chordaendes. Vergr. ca. 200/1.

Fig. 74. Medianschnitt durch den Kopf eines Schweineembryos von 12 mm Nackenbeckenlänge. Kombiniert aus 3 Schnitten. Vergr. ca. 70/1.

Aus dem anatomischen Institut zu Greifswald.

Über den Verlauf der Lymphgefässe der Schilddrüse bei Säugetieren und beim Menschen.

von

Dr. Paul Bartels,
Assistent am anatomischen Institut zu Greifswald.

Mit 5 Figuren auf den Tafeln XXVIII/XXIX.

Allgemeiner Teil.

Seit Gerota im Jahre 1896 der Öffentlichkeit ein von ihm im 1. anatomischen Institut in Berlin ausgebildetes Verfahren der Lymphgefässinjektion übergab, hat das Studium der Lymphbahnen des Körpers einen bedeutenden Aufschwung genommen. Nicht mehr wie früher ist die Injektionstechnik für diesen Teil des Gefässsystems ein sicheres Hilfsmittel zur Lösung der bezüglichen Fragen nur in den Händen solcher, die durch jahre-, ja jahrzehntelange Beschäftigung mit derselben sich, wie Hyrtl und Sappey, den Ruf anerkannter Meisterschaft erworben haben. Wenngleich auch jetzt noch das Verfahren ein im Vergleich zu anderen Gebieten der Technik recht mühsames, nicht leicht zu erlernendes, nur mit Vorsicht und Geschick zu verwendendes ist, so gelingt es doch auch dem minder Geübten, mit seiner Hilfe an der Lösung offener Fragen auf dem Gebiete des Verlaufes der Lymphgefässe sich beteiligen zu können.

So ist es erklärlich, dass seit der Veröffentlichung des Gerotaschen Verfahrens eine ganze Reihe von Arbeiten kurz nacheinander erschienen sind, die ausgewählte Kapitel der Lymphgefässkunde behandeln.

Wir besitzen jetzt nach Gerotas Methode gewonnene Darstellungen des Lymphapparates der weiblichen Genitalien (1), des Hodens (12), der Prostata (19), der Nieren

(18), der Zunge (7), der Lippen (2), des Kehlkopfes (12), des Ohres (17), der Regio submaxillaris und submentalis (16) — kurz, schon eine stattliche Reihe von Untersuchungen, die zum Teil auch für den Kliniker von höchstem Interesse sein müssen. Da die nach der neuen Methode hergestellten Präparate sich aufbewahren lassen, stellt sie zugleich auch einen grossen Fortschritt für den Unterricht dar, und wird immer mehr und mehr Allgemeingut derjenigen werden, die für Vorlesungen, Sammlungen und dergleichen Präparate herzustellen haben. Zu grossem Danke bin ich daher meinem hochverehrten früheren Chef, Herrn Geheimrat Waldeyer, dafür verpflichtet, dass er mich auf diesen Zweig der Technik aufmerksam gemacht und zur Erlernung desselben angehalten hat. Ihm verdanke ich auch die erste Anregung zur Untersuchung des noch recht unklaren Lymphapparates der Schilddrüse. Gleichfalls zu grösstem Danke verpflichtet bin ich besonders meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Bonnet, welcher mir bei meinen Untersuchungen jede Unterstützung gewährte. Durch freundliche Überlassung von menschlichem und tierischem Material wurde mir eine wesentliche Beihülfe zu teil von Seiten der hiesigen Universitäts-Frauen-Klinik, der chirurgischen Klinik und des hygienischen Institutes sowie des 1. anatomischen Institutes in Berlin; auch an dieser Stelle möchte ich hierfür noch meinen besonderen Dank aussprechen.

Das Studium des Lymphsystemes der Schilddrüse hat bei dem geheimnisvollen Dunkel, in dem wir uns bezüglich ihrer Funktion auch heutzutage noch befinden, viel Anziehendes. Schon Meckel soll die Vermutung ausgesprochen haben, es möchten bei den Drüsen, die keinen Ausführungsgang besitzen, die Lymphgefässe die Stelle derselben vertreten; so schien es mir wichtig, den Verlauf derselben einmal zu untersuchen; ich muss allerdings gleich hier bemerken, dass ich dabei auf besondere Überraschungen nicht gestossen bin.

Aber die vorliegende Darstellung ist nicht nur die erste, bei der die Gerotasche Methode auf eine „Drüse ohne Ausführungsgang" angewendet worden ist, sondern sie giebt auch zum ersten Male eine vollständige und auf einer grossen Anzahl von Präparaten begründete Schilderung der Lymphgefässe der Schilddrüse, von denen bisher wenig bekannt war.

Ich will hier nicht allerlei Citate aus den Lehrbüchern der Anatomie bringen.

Nur zwei Autoren, Meister auf diesem Gebiete, möchte ich sprechen lassen: Mascagni und Sappey, und zum Vergleich dann eine knappe Darstellung aus einem angesehenen modernen Werke entnehmen.

Ich citiere Mascagni (9) nach der mir vorliegenden italienischen Übersetzung von Bellini, Bd. II, S. 126:

„Dalla laringe, dalla parte inferiore della faringe, e superiore della glandola tiroidea i linfatici vanno alle glandole che riposano fra le jugulari, seppure non si avanzono direttamente, o dopo avere attraversate altre glandole, a quelle che risiedono presso la cartillagine tiroidea o cricoidea. Altri poi dalla parte più bassa della glandola tiroidea si riuniscono nelle glandole situate alla parte superiore della trachea per communicarsi con quelli che vi si portano dai polmoni e dalla glandola dell' jugulo, per quindi scaricarsi, col mezzo di tronchi communi sotto l'jugulare interna, nelle glandole inferiori del collo, seppure o al di dietro o al davanti la detta jugulare, essi non si avanzano direttamente a queste stesse glandole."

Meine Darstellung wird von der hier gegebenen in manchen Punkten abweichen.

Viel skeptischer und viel weniger positiv lauten die Angaben von Sappey. In seinem „Traité d'Anatomie", 1888. II, S. 840 (15) heisst es unter der Überschrift: „Lymphatiques du corps thyroïde: En parlant de ces vaisseaux, Hatter s'exprime ainsi: Numerosa etiam vasa aquosa sunt glandulae thyroïdeae. Hunter

dit les avoir injectés. — Je les ai vus aussi, mais chez le chien et chez l'ours: j'ai toujours échoué chez l'homme. Ils naissent des follicules clos, et se divisent en deux groupes, l'une supérieure qui se termine dans les ganglions situés à droite et à gauche du larynx; l'autre inférieure, qui se rend dans les ganglions sus-claviculaires."

Und in seinem grossen Atlas: „Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques" (14) heisst es S. 121: „Chez l'homme, les vaisseaux lymphatiques sont difficiles à injecter. Les veines de cette glande sont si nombreuses et d'un calibre si considérable que le mercure tombe presque toujours dans leur cavité. Quelquefois, cependant, il penètre simultanément dans les veines et dans les lymphatiques; on peut apercevoir alors quelques traces de ceux-ci. Mais je n'ai pas réussi, jusqu'à présent, à en faire une préparation assez complète pour les faire représenter. J'ai pu constater, toutefois, qu'ils se comportent chez l'homme comme chez les carnassiers" . . .

Wenngleich ich letzteres in gewissem Sinne anerkenne, so entsprechen doch meine Resultate durchaus nicht den von Sappey beigefügten beiden Abbildungen einer injizierten Hunde- und Bärenschilddrüse. Ich werde hierauf später noch zurückkommen.

Merkel fasst unsere jetzigen Kenntnisse der Lymphgefässe der menschlichen Schilddrüse folgendermassen zusammen (10): „Die Lymphgefässe der Schilddrüse sind zahlreich. Sie entstehen aus einem Maschenwerk, welches die Läppchen umspinnt; die abführenden Stämme haben einen ähnlichen Verlauf wie die Venen und ergiessen sich in die tiefen Lymphdrüsen des Halses, welche das Gefässbündel nach der Brust herab begleiten" . . .

Dies entspricht vollständig dem, was Hyrtl in seinem Lehrb d. Anat. d. Menschen, 1846, S. 710, hierüber sagt (5). Ich hoffe, diese Darstellung noch vervollständigen zu können.

Was nun die Technik der Injektion betrifft, so folgte ich, mit kleinen Abänderungen, den von Gerota (3) gegebenen Vorschriften. Nach dem Vorgange von Dorendorf, dem ich die ersten Unterweisungen in der Gerotaschen Injektionstechnik verdanke, ersparte ich mir die Mühe, das Gemisch von Berliner Blau, Äther und Terpentinöl, welches ich ausnahmslos verwandte, durch Wägung der einzelnen Bestandteile festzustellen. Es genügt vollkommen, wenn man nur erst weiss, wie etwa der Farbenton der Flüssigkeit und ihre Konsistenz sein muss, sich an diese Merkmale zu halten. Filtriert wurde durch Mikroskopierleder oder feines weiches Handschuhleder, welches auch zum Eindichten der Glaskanüle in das Ansatzstück benutzt wurde. Den vorzüglichen Ratschlägen von Stahr und Bruhns habe ich nichts hinzuzufügen. Jeder gewöhnt sich natürlich an nur für ihn passende kleine Kunstgriffe. Sehr wertvoll war mir der Wink, eine etwaige Überschwemmung des Präparates sofort durch Wasserspülung, wozu ich die Spritzflasche verwandte, zu beseitigen; man erzielt so eine viel grössere Sauberkeit. Die Spritze hat einen grossen Nachteil: sie müsste statt des Druckknopfes einen Ring für den Daumen haben, damit man, ehe man die Kanüle aus der Einstichöffnung herauszieht, das Zurückziehen des Stempels bewerkstelligen könnte, ohne die Fingerstellung zu ändern, — was leicht bohrende Bewegungen und damit das Herausfliessen der Injektionsmasse aus der gesetzten Öffnung nach Herausziehen der Kanüle zur Folge hat. — Die alte Injektionsregel: Langsam injizieren! gilt auch hier; je weniger gewaltsam, desto weniger leicht Extravasatbildung.

Durch wiederholte Versuche habe ich mich überzeugt, dass es zweckmässig ist, wie mir Dorendorf geraten hatte, nach der Injektion das Präparat eine Anzahl von Stunden ruhig liegen zu lassen; ich wartete gewöhnlich 6 bis 12 Stunden. Die Füllung der Lymphgefässe wird eine viel intensivere. Ist man ungeduldig und beginnt zu früh mit der Präparation, so

findet man oft die Lymphgefässe nur in ihre Anfängen injiziert, die zugehörigen Drüsen fast garnicht gefüllt, während ein längeres Zuwarten viel schönere Bilder entstehen lässt. Ich erkläre mir diese Erscheinung folgendermassen: Die Lymphräume werden durch die Injektion prall angefüllt; im Laufe der Zeit sucht sich aber das Gewebe, infolge seiner natürlichen Elastizität, zu kontrahieren und presst dadurch immer mehr und mehr Injektionsmasse in die abführenden Lymphwege hinein. Hat man nun zu früh begonnen zu präparieren, so schneidet man natürlich überall die nicht injizierten Gefässchen, da man sie nicht sieht, ab, und im Laufe der Zeit treten dann bald da, bald dort, wo dies geschehen, kleine Überschwemmungen des Präparates auf; also ein doppelter Nachteil der sofortigen Inangriffnahme.

Die Richtung des Einstiches hat nach meinen Erfahrungen keinen Einfluss auf das entstehende Bild. Ich habe bei Tieren viele Versuche angestellt, allerdings erst zuletzt, als ich die Katze untersuchte, darüber mir Notizen gemacht. Sehr oft habe ich z. B. die linke Thyreoidea von oben nach unten, die rechte umgekehrt injiziert: niemals sah ich dadurch irgend welche Benachteiligung einer Seite entstehen, was ja auch theoretisch nicht geschehen darf.

Bei der Blosslegung der Drüse zwecks Injektion verfuhr ich natürlich mit möglichster Vorsicht, um nicht etwa austretende Lymphgefässe gleich von vornherein abzuschneiden. Es wurde beim Menschen nur der Medianschnitt durch die Haut nötig; die Haut wurde nach beiden Seiten etwas auseinandergezogen, bis die inneren Ränder der Mm. sternohyoidei bezw. sternothyreoidei sichtbar wurden; dann sieht man aber auch schon die Schilddrüse durch die Fascien durchschimmern; ich stach dann die Kanülenspitze bis in die Substanz der Drüse hindurch und zwar injizierte ich jeden der beiden Lappen besonders.

Bei den Tieren verfuhr ich ähnlich, doch liegt die Drüse hier noch mehr hinter dem M. sternothyr. versteckt. Ich führte in der Medianlinie einen kleinen Schnitt und zog die Haut nach beiden Seiten auseinander. Dann lernte ich es bald, durch Druck die Drüse aus ihrer Lage etwas nach seitlich und hinten zu bringen, und stach dann, durch die bedeckende Fascie hindurch, die Kanüle in sie hinein; oder ich führte, mit Schonung der Vena cricothyr., nach dem Hautschnitt noch einen zweiten möglichst kurzen Medianschnitt durch die Fascien bis auf die Luftröhre, machte mir stumpf die Drüse von der medialen und vorderen Seite zugänglich und injizierte sie dann.

Bei den Tieren, die ich lebend injizierte, war dabei der Blutverlust, wenn ich richtig vorging, ein äusserst geringer. Und darauf kam es mir sehr an. Ich wollte nämlich mit den zahlreichen Injektionen, die ich an lebenden Tieren, in Narkose, vornahm, eine möglichst vollständige Füllung der Lymphgefässe und der regionären Drüsen bewirken. Ich ging dabei von der Erwägung aus, dass es so möglich sei, als wichtiges Hilfsmittel für die Injektion die natürliche treibende oder saugende Kraft des Blutstromes zu benutzen. In der That habe ich den Eindruck, dass am lebenden Tiere vorgenommene Injektionen schönere Resultate geben. Ich liess das Tier nach der Injektion noch einige Minuten in Narkose und tötete es dann. In einem Falle (Kätzchen Nr. II) habe ich auch den Versuch gemacht, das Tier noch eine grössere Anzahl von Stunden leben zu lassen, so dass der Lymphstrom Zeit hatte, die Farbstoffpartikelchen in den zunächst gelegenen Drüsen abzulagern; ich wollte so kontrollieren, ob nicht irgend welche regionären Drüsen bei anderen an Katzen vorgenommenen Injektionen übersehen worden waren, was aber nicht der Fall war.

Die Konservierung der Präparate geschah in starker Formalinlösung. Zum Teil liegt hierin sogar ein Vorteil für die Präparation: die Gewebe werden durchsichtiger, die Lymphge-

fässchen sind starre Stränge, die dem Messer einen gewissen Widerstand bieten, und zuweilen findet man so noch in der Tiefe verborgene Stämmchen, die sonst übersehen worden wären. Ich kann auch, wenn es sich um lange Strecken handelt, nur empfehlen, die Präparate erst zu härten, und dann erst an die wirkliche Präparation zu gehen; so habe ich es z. B. bei der Darstellung der Lymphgefässe der Extremitäten mit Glück so gemacht, dass nach der Injektion und nach Abwartung der Ruhezeit die Haut an der Grenze von Chorium und Tela subcutanea abgetrennt, das Ganze dann gehärtet und präpariert wurde. Der einzige Vorteil dieses Verfahrens besteht darin, dass man nicht genügend gefüllte Gefässe oder Drüsen nicht mehr nachträglich durch Massage injizieren kann.

Die Präparate, die ich in Formol aufbewahrte, haben sich bisher (6 Monate) gut gehalten; sie sind nur etwas blasser geworden, und die ganz feinen Gefässchen sind daher schwerer erkennbar; dafür treten manche Verhältnisse wieder mit grösserer Schärfe hervor, weil die Gewebe durchsichtiger geworden sind. Nur, falls irgendwo grössere Lymphbahnen verletzt sind, erhält das Präparat an den betreffenden Stellen eine schmutziggraue Färbung.

Als Material benutzte ich für meine Untersuchungen sowohl menschliches wie tierisches, und zwar suchte ich in den Besitz möglichst gleich grosser Reihen zu gelangen, um eine bessere Vergleichung zu ermöglichen: ich habe von jeder der hier verwendeten Klassen etwa 10 untersucht. Zugleich ist diese ziemlich grosse Anzahl eine Art Kontrolle, dass der sich ergebende Typus kein Zerrbild wird: Schon etwa nach dem 5. Präparat lässt sich der Typus gewöhnlich erkennen, und die weiteren bestätigen dann nur immer wieder die Richtigkeit der erhaltenen Bilder.

Menschliches Material war für mich nur unter den grössten Schwierigkeiten zu bekommen. Ich musste notgedrungen, da

ich Kinderleichen sehr selten erhielt, auch unreife menschliche Früchte zu meinen Untersuchungen verwenden. Die Kleinheit der Verhältnisse bringt dabei zugleich einen Vorteil und einen Nachteil mit sich: einerseits gelingt die Injektion besser an einer kleinen Schilddrüse, und das entstehende Bild wird übersichtlicher; andererseits ist die Präparation ausserordentlich erschwert, zum Teil nur mit der Lupe ausführbar. Manche der mir zur Verfügung stehenden Kadaver waren schon von der Fäulnis recht mitgenommen; im Gegensatz zu anderen finde ich, dass darunter der Erfolg der Injektion leidet. Am Erwachsenen konnte ich nur einmal, allerdings nur an herausgeschnittenen Halsorganen, eine Injektion versuchen: es genügte mir, um mir zu zeigen, dass die Leichen Erwachsener für diese Untersuchungen wenig geeignet sind: die Grösse der Drüse bedingt es, dass man zu ihrer Anfüllung eine ganze Reihe von Injektionen vornehmen muss; dennoch füllten sich nur ein paar ganz unbedeutende Gefässe, keine Lymphknoten.

Auch bei Tieren fand ich, dass bei einer über ein gewisses Mass hinausgehenden Grösse der Schilddrüse der Erfolg der Injektion zweifelhaft wird: so bei unreifen Kälbern, an denen ich Injektionsversuche anstellte. Andererseits wird auch die Kleinheit und Zartheit des Organes ein Hindernis. Es gehört schon eine gewisse Übung dazu, wenn die Schilddrüseninjektion bei jungen Kaninchen, bei jungen Katzen und Hunden gelingen soll. Die Ratte eignete sich schon recht wenig zu derartigen Versuchen; Meerschweinchen und Mäuse sind absolut unbrauchbar, wenigstens für mich, gewesen. Der Grund ist weniger die Kleinheit des Organes — denn ich habe auch noch kleinere Drüsen bei Vögeln injiziert —, als vielmehr seine Zartheit. Es weicht der Spitze immer aus, und man sticht entweder unter die Bindegewebs-Kapsel oder überhaupt durch das ganze Organ hindurch, und erhält Überschwemmung des Präparationsgebietes mit Farbstoff.

War ich daher bei der Auswahl des Materiales auch in mancher Hinsicht beschränkt, so habe ich mich doch bemüht, eine Anzahl verschiedener Säugetier-Ordnungen durch leicht zu beschaffende Vertreter derselben in den Bereich der Untersuchung zu ziehen; dabei wurde mehr Wert auf Einheitlichkeit der untersuchten Tierreihen als auf die Mannigfaltigkeit derselben gelegt.

Eine Übersicht über die untersuchten Säugetierordnungen und die Anzahl der Exemplare, durch welche sie vertreten sind, ergiebt folgendes Bild:

Artiodactyla ruminantia:	
Ziege	5
Artiodactyla non ruminantia:	
Schwein	10
Rodentia:	
Kaninchen	10
(+ 1 Ratte)	1
Carnivora:	
Hund	9
Katze	11
Homo sapiens	9
Zusammen	55 Objekte.

Die Untersuchung stützt sich also auf nahezu 100 Befunde, da in den weitaus meisten Fällen die linke und die rechte Seite gesondert betrachtet werden kann. Die zahlreichen misslungenen Präparate sind hierbei natürlich nicht mitgerechnet.

Wie Bruhns (1), so machte auch ich mir unmittelbar nach der Präparation von jedem Präparate eine Skizze, wobei ich mit gutem Erfolg nach einem Rate von Herrn Prof. Solger eine befeuchtete Milchglasplatte verwandte, die unmittelbar auf das Präparat gelegt wurde, wo es anging, und mittels deren dann die Verhältnisse (Grösse, Entfernungen) bei der Durch-

zeichnung in richtiger Weise festgelegt werden konnten. Die Abbildungen, die ich gebe, sind nicht Kombinationsbilder; ich halte es nicht für richtig, Kombinationsbilder zu geben: dann lieber gleich Schemata. Bei meinen Tafeln entspricht jede einem wirklich existierenden Präparate, es ist nichts hinzugefügt, unterbrochene oder abgerissene Lymphbahnen sind nicht vervollständigt. Bei der Auswahl der zu zeichnenden Präparate habe ich natürlich Wert darauf gelegt, ein solches zu reproduzieren, welches alle einschlägigen Verhältnisse in möglichst typischer Weise zeigt.

Im allgemeinen sind, wie eine Vergleichung der gegebenen Beschreibungen lehrt, die Befunde untereinander sämtlich ziemlich ähnlich ausgefallen. Wohl hat sich hier und da einmal eine der typischen Bahnen nicht gefüllt, aber im ganzen sind es, von kleinen Variationen abgesehen, immer wieder, und zwar bei allen untersuchten Tieren, dieselben Ursprungsstellen, dieselben Wege, dieselben Ziele, die das Lymphsystem der Schilddrüse ausmachen.

Und darin liegt der eine Erfolg der Methode, eine Anzahl verschiedener Säugetier-Ordnungen zu untersuchen: es wird gezeigt, dass es, nicht nur für die einzelne Tierspecies, nicht nur für die einzelne Ordnung, sondern überhaupt für die Säugetiere einen Typus des Schilddrüsen-Lymphsystems giebt; und es wäre zu wünschen, dass auch andere Lymphsysteme des Körpers auf vergleichende Art untersucht würden: wahrscheinlich würde sich auch hier ein allgemein gültiger Typus finden lassen.

Ein anderer Vorteil der vergleichenden Methode ist der, dass es den Anschein hat, als ob man an Tieren erhaltene Resultate auf den Menschen übertragen dürfe, wenigstens was Ursprungs- und Verbreitungsgebiet anlangt. — Dass sich die am jungen Tiere gewonnenen Befunde auf ausgewachsene derselben Species übertragen lassen,

scheint mir, für die Thyreoïdea wenigstens, durch meine an Hunden, Katzen und Kaninchen verschiedenen Alters angestellten Injektionen wahrscheinlich geworden zu sein. Ob das aber auch für den Menschen gilt, darüber habe ich kein Urteil gewinnen können.

Ich gebe nun im folgenden kurz die Befunde, welche ich erhalten habe, und zwar der Reihe nach, da die Gleichartigkeit derselben eine Auswahl nicht notwendig machte und dabei vor den Augen des Lesers das typische Bild ebenso entsteht, wie es für mich entstand; ich halte auch für richtig, alle Befunde kurz aufzuführen, um dem Ganzen den Schein der Willkürlichkeit zu nehmen.

Nicht berücksichtigt, als über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehend, wurden die mikroskopischen Verhältnisse, sowie der weitere Verlauf der Lymphgefässe von den regionären Drüsen bis zur Einmündung in den Ductus thoracicus; die Untersuchung dieser Verhältnisse bleibt für später vorbehalten.

Nach dem Vorgange von Stahr (17) unterscheide auch ich Regionäre Drüsen und Schaltdrüsen. Erstere definiert Stahr (S. 382) als „jene, welche durchaus passiert werden müssen und grössere unbedingte Stationen bilden“; letztere als „jene kleineren, welche im Verlauf der Stämmchen bis zu den eigentlichen regionären Knoten da und dort auf dem Wege eingeschaltet sein können; sie sind unregelmässiger in ihrem Vorkommen überhaupt, unbestimmter in ihrer Lage“ . . . . Unter den eigentlich regionären Drüsen unterscheidet er dann wieder eine als „Hauptdrüse“, und zwar die grösste, „die die meisten Zuflüsse aus dem Quellgebiete erhält“. Ich nehme letzteres als Charakteristikum an, ohne auf die Grösse Wert zu legen. Diejenige regionäre Drüse, welche die Hauptmenge der Lymphe aus einem Gebiete aufnimmt, halte ich für die Hauptdrüse dieses Gebietes. Auf Näheres wird an den betreffenden Stellen eingegangen werden.

Spezieller Teil.

Artiodactyla ruminantia: Ziege.

Die Schilddrüse zeigt zwei Lappen, die in ihrer Ausdehnung den ersten 5—6 Trachealringen entsprechen, und durch einen nicht immer deutlichen Isthmus verbunden sind.

Lymphdrüsen finden sich erstens eine unpaare im unteren Dritteil der Trachea, etwa in der Gegend der der zweiten Hälfte der zwanziger angehörenden Trachealringe; hierfür können auch zwei kleinere Drüsen in derselben Gegend vorhanden sein; zweitens jederseits eine erbsengrosse Lymphdrüse im Winkel zwischen V. thyr. sup. und V. jugularis.

Die Injektion ist verhältnismässig leicht; nur der Isthmus lässt sich nicht injizieren.

Ziege.

Nr. I. Neugeboren; injiziert in Narkose (vergleiche Tafel XXVIII/XXIX).

Die Lappen der Schilddrüse erstrecken sich vom 1. bis 6. Trachealring. Ein Isthmus ist nicht erkennbar. Injektion gut gelungen. Jedem Schilddrüsenlappen entspricht ein eigenes System von Lymphgefässen, welches sich wieder nach der Lage der zugehörigen Drüsen in zwei Gebiete sondert, ein seitliches und ein unteres.

Das seitliche Gebiet[1]) umfasst jederseits einen etwa erbsengrossen Lymphknoten, der in dem Winkel gelegen ist, den V. thyr. sup. und V. jug. miteinander bilden, als Ziel, und den dorthin weisenden Gefässen als zuführenden Wegen. Rechts haben sich von letzteren zwei, links ein Stämmchen injiziert, welche oben seitlich aus der Schilddrüse entspringen und an die V. thyr. sup. sich anlegend, bezw. dieselbe umflechtend, nach dem seitlichen Lymphknoten verlaufen; rechts kommt dazu ein kleines Gefäss an der unteren Spitze des Schilddrüsenlappens, der gleichfalls in die seitliche Lymphdrüse mündet. — Die Hauptmasse der Lymphgefässe verfolgt aber einen anderen Weg, indem sie, der Halsschlagader folgend, nach abwärts läuft.

1) In der Figur mit s. L. bezeichnet.

(unteres Lymphgebiet)[1]). Es sind drei auf jeder Seite, die rechts untereinander und mit den oben beschriebenen seitlichen Gefässen kommunizieren, ihr Ursprung ist teils an der medialen, teils an der lateralen Seite der Drüse; links legt sich das am meisten medial verlaufende Stämmchen in die Rinne zwischen Trachea und Ösophagus. Links in der Höhe des 23., rechts in der Höhe des 21. Trachealringes schiebt sich dann in das Röhrensystem je eine grössere Lymphdrüse ein, etwa von der Grösse einer kleinen Bohne. Sie nimmt die Gefässe auf. Aus der rechten Lymphdrüse geht dann ein Ast quer herüber über die Luftröhre (in der Höhe zwischen 23. und 24. Trachealring) zu dem linken Lymphknoten; Spuren anderer Kommunikationen haben sich gleichfalls gefüllt; die Injektion wird über diese Drüsenstation hinaus schlechter. Ein gemeinsamer ziemlich starker Gang, der sich an dem Trennungswinkel der rechten und der linken Carotis teilt, um sich bald darauf wieder zu einem Gange zu schliessen, führt die Lymphe aus diesen beiden Lymphdrüsen fort, nach dem Angulus venosus zu; leider wird die Injektion hier undeutlich, und der weitere Verlauf dieses Ganges ist nicht klar darzustellen; es sieht fast so aus, als münde er unabhängig vom Ductus thoracicus in den Angulus venosus.

Nr. II. Neugeboren, Zwilling von I. Inj. in Narkose.

Lappen der Schilddrüse zwischen 1. und 6. Trachealring; Isthmus nicht erkennbar. Injektion gut gelungen bis zur unteren Drüsenstation; von da an weniger gut. Seitliches Lymphgebiet: Rechts ein der Vena thyr. sup. folgendes Gefäss; links ausser diesem ein anderes, welches zunächst an der Vena jug. entlang nach aufwärts zieht (etwa 1 cm), dann im Bogen sich nach aussen und unten wendet und sich in die seitliche Lymphdrüse einsenkt; ausserdem scheint noch ein zweites derartiges Gefäss existiert zu haben: man erkennt noch das von oben kommende Ende desselben, welches sich gleichfalls in den Lymphknoten einsenkt. Unteres Lymphgebiet: Nach abwärts verlaufen rechts vier, links drei Hauptstämme, die aus den Schilddrüsenlappen, z. T. auch aus den seitlichen Lymphknoten ihre Ursprünge beziehen; Anastomosen der Gefässe jeder Seite untereinander. Rechts in der Höhe etwa des 23. bis 27., links des 28. bis 32. Trachealringes liegt ein Lymphknoten an der Trachea, von der Grösse einer kleinen Bohne, der die Gefässe aufnimmt; rechts entspringen daraus zwei Stämme, die sich bald zu einem vereinigen, dessen weiterer Verlauf nicht deutlich ist; er liegt am rechten Rande des Truncus bicaroticus; aus der linken Lymphdrüse nimmt er 2 kleine Ästchen auf. Die ausführenden Gefässe der linken Drüse verlaufen in zwei Abteilungen: Ein ziemlich starker Zweig entspringt von der medialen Seite der Lymphdrüse

[1]) In der Figur mit u. L. bezeichnet.

und liegt an der Vorderfläche des Truncus bicaroticus, andere Gefässe treten seitlich aus der Lymphdrüse heraus, schlingen sich hinter der Carotis comm. sin. und Nerv. vagus sin. herum und fliessen zu einem zweiten Hauptgange zusammen, der sich mit dem ersten vor dem Truncus bicaroticus zu einem gemeinsamen Hauptgange für die linke Seite vereinigt, sich aber weiter nicht mit Sicherheit verfolgen lässt.

Nr. III. Böckchen von drei Wochen. Injiz. in Narkose; nachinjiziert nach der Tötung.

Dann erst Hervortreten der Gefässe, besonders der linken Seite. Lappen der Thyr. vom 1. bis 5. Trachealring, vor letzterem ein deutlicher Isthmus. Seitliches Lymphgebiet: Befund negativ. Unteres Lymphgebiet: Rechts und links ein Hauptstamm, der hinten aus der Thyr. entspringt, und zwar rechts mit zwei Wurzeln, die die Art. thyr. sup. umgreifen. Der linke Hauptstamm folgt der Rinne zwischen Ösophagus und Trachea, der rechte dem Bündel der grossen Gefässe und Nerven des Halses; beide münden in eine unpaare grosse Lymphdrüse von dreieckiger Form; ihre Basis liegt vor der Trachea an der Grenze zwischen 26. und 27. Trachealring, ihre Spitze etwa 4—5 Ringe tiefer. Ausser den Hauptgefässen zieht links ein unbedeutendes Ästchen zu einem kleinen isolierten Lymphdrüschen am Ösophagus herunter (Höhe etwa 11. Trachealring), rechts eines, welches am rechten Seitenrande der Trachea verläuft, sich ziemlich nahe der grossen Lymphdrüse auf die Vorderfläche der Trachea wendet und wahrscheinlich in die Hauptlymphdrüse einmündet. Aus dieser treten in der Gegend der Spitze und unten an den Seiten etwa sechs Äste heraus, deren weiterer Verlauf unklar wird.

Nr. IV. Böckchen von 3½ Wochen. (Zwilling von III). In Narkose injiziert, nach der Tötung wurde Nachinjektion notwendig.

Lappen der Thyr. in Höhe der ersten fünf Trachealringe; deutlicher Isthmus vor dem fünften Ring. Seitliches Lymphgebiet: Befund negativ. Unteres Lymphgebiet: Eine unpaare grosse Lymphdrüse vor der Trachea, diese jederseits etwas überragend; Basis vor dem 24. Ringe, Spitze etwa drei Ringe tiefer. Jederseits zwei Hauptstränge, die aber, wieder an der Austrittsstelle der oberen Schilddrüsengefässe, mit mehreren Wurzeln entspringen. Das linke innere folgt der Furche zwischen Ösophagus und Trachea, das rechte verläuft etwa bis zum 10. Ring am Seitenrande der Trachea, teilt sich dann in zwei Äste, die beide auf die Vorderfläche der Luftröhre ziehen und in Höhe des 11. Ringes in einen kleinen, kaum linsengrossen Lymphknoten münden; aus ihm tritt ein Gefäss hervor, welches sich bald in zwei Äste teilt, die mit den anderen in der Gegend der Basis in die grosse unpaare Haupt-

lymphdrüse einmünden. Aus dieser treten an der Spitze wieder Zweige hervor, deren weiterer Verlauf nicht bestimmt werden konnte.

Nr. V. Neugeboren; nach Tötung injiziert.

Injektion nur links gelungen. Es zieht ein zartes Gefäss an der Trachea entlang und begiebt sich etwa beim 9. Trachealringe seitwärts und schräg herüber in ein System von vier längs verlaufenden, zeitweise anastomosierenden, vor dem Haupt-Gefäss-Nerven-Bündel gelegenen Lymphgefässen, die schliesslich in eine grosse unpaare vor der Trachea liegende Lymphdrüse sich einsenken.

Anmerkung: Bei einer VI. Ziege, die aus demselben Wurf stammte wie V, gelang die Injektion nicht. Auch hier war eine unpaare, vor der Trachea gelegene Hauptlymphdrüse vorhanden.

Überblicken wir also die erhaltenen Resultate, so ist **bei den Wiederkäuern,** soweit sie durch die Ziege repräsentiert werden, etwa folgendes

der typische Befund:

Die Lymphgefässe der Wiederkäuer-Schilddrüse entspringen in der Regel aus dieser an den Stellen, wo die Blutgefässe austreten. Sie folgen denselben aber nur ein kurzes Stück, um bald einen durchaus selbständigen und charakteristischen Verlauf zu nehmen. Es liess sich ein unteres und ein seitliches Lymphgebiet unterscheiden.

Als Hauptdrüse muss jenes dreieckige unpaare Gebilde betrachtet werden, welches vor der Trachea, diese etwas nach beiden Seiten hin überragend, etwa in der Gegend der der zweiten Hälfte der Zwanziger angehörenden Trachealringe gelegen ist, also dem unteren Lymphgebiet angehört. An ihre Stelle können auch, wie in Fall I und II, zwei bohnengrosse Drüsen treten, die zu beiden Seiten der Trachea in annähernd derselben Höhe liegen (wenngleich unregelmässiger) und die Hauptmasse der Lymphgefässe aufnehmen. Die grösste Menge der aus der Thyreoidea kommenden Lymphe verfolgt also den Weg nach unten. Die Wege sind gegeben durch jederseits zwei bis drei ziemlich starke Gefässe, die Anasto-

mosen und Inseln bilden können, zuweilen auch kleinere Lymphknoten („Schaltdrüsen" nach Stahr) in ihrem Laufe durchsetzen (wie z. B. in Fall IV); Anastomosen des Systems der einen Thyreoidea-Hälfte mit dem der anderen werden aber nicht beobachtet. Eines der Gefässe pflegt sich dem Seitenrand der Trachea, die anderen dem Gefäss- und Nerven-Hauptbündel (Carotis, Jugularis, Vagus) anzuschliessen.

Zu den regionären Drüsen gehört ferner noch je ein kleinerer etwa erbsengrosser Lymphknoten, der lateral von der Thyreoidea im Winkel zwischen Vena jugularis und V. thyr. sup. (oder doch dicht dabei) gelegen ist. Zu ihm führen ein bis zwei feinere Ästchen jederseits. Diese und der zugehörige Lymphknoten entsprechen also dem seitlichen Lymphgebiet.

Beide Hälften der Schilddrüse haben streng geschiedene lymphatische Abflüsse; eine Kommunikation vermittelst des Isthmus, so weit ein solcher überhaupt sichtbar (Fall III—V), war nicht nachweisbar. Der Isthmus selbst liess sich weder von den beiden Schilddrüsenlappen aus, noch direkt durch Einstechen der Kanüle injizieren; von ihm ausgehende Lymphgefässe konnten nicht beobachtet werden.

Artiodactyla non ruminantia: Schwein.

Die Schilddrüse besteht zwar gleichfalls aus zwei Lappen, doch sind dieselben so dicht zusammengerückt, dass die Grenzen derselben oder gar ein Isthmus nicht mehr deutlich sind. Die Lage ist am unteren Dritteil der Trachea, dicht über dem Eingange des Thorax, von dem sie nur noch durch einen Haufen grösserer und kleinerer, in Fett eingeschlossener, von der Teilung der V. cava sup. bis zur unteren Spitze der Schilddrüse und seitlich neben ihr herauf reichender Lymphdrüsen getrennt wird.

Die Injektion ist wegen der Brüchigkeit des Organes nicht ganz leicht; es entstehen beim Einstechen leicht Risse, durch die ein Teil der injizierten Flüssigkeit wieder ausfliesst.

Schwein.

Nr. I. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Aus der rechten Hälfte der Schilddrüse entspringt auf der Hinterfläche oben ein Gefäss, welches im Bogen auf der Trachea herab, von der Schilddrüse bedeckt, zu den dicht bei der unteren Spitze der Thyr. gelegenen Drüsen der Brustapertur führt; in dieselben gehen auch zwei kleine aus der unteren Schilddrüsenspitze kommende Gefässe. Die in der Brustapertur vor der Trachea bezw. den aus der V. cava sup. kommenden grossen Gefässen gelegenen Drüsen sind etwa sechs, von Linsengrösse; in dem sie umhüllenden Fett liegen noch zahlreiche kleine und kleinste Drüschen, die man ohne weiteres gar nicht bemerkt; injiziert ist z. B. ein eben noch sichtbares Drüschen, welches, ebenso wie eine zweite grössere injizierte Drüse, mit dem vorhin genannten Lymphknoten in Verbindung steht.

Nr. II. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Auch hier von rechts hinten ein grösseres Gefäss, von rechts unten ein kleinerer in dieses mündender Zweig; die Vereinigung fliesst in eine erbsengrosse Lymphdrüse, die der unteren Spitze der Thyr. benachbart ist; sie ist gleichfalls injiziert; von den anderen, die Gruppe zusammensetzenden Lymphknoten sind drei grössere, eine Anzahl kleinere erkennbar.

Nr. III. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Aus der oberen Spitze entspringen zwei Gefässe, die zu einer dicht über ihr gelegenen Lymphdrüse ziehen. Aus dem linken der beiden Gefässe zweigen sich zwei andere ab, die, von der Schilddrüse bedeckt, auf der Trachea zu einer im Winkel zwischen V. thyr. inf. sin. und V. anonyma sin. gelegenen linsengrossen Lymphdrüse führen, die sich injiziert hat. Eine andere injizierte, etwas kleinere Lymphdrüse liegt mehr rechts und unten und nimmt zwei aus der unteren Spitze entspringende Lymphgefässe auf. Drei grössere, einige kleinere Hauptdrüsen haben sich nicht injiziert.

Nr. IV. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Ein langes Gefäss, welches netzförmig aus der oberen Spitze entspringt, und links neben der Schilddrüse auf der Trachea herunter zu

einer grossen Lymphdrüse zieht, die auch noch zwei andere Gefässe aus dem unteren Schilddrüsenrande aufnimmt. Die Drüse steht noch mit zwei kleineren, erbsengrossen Lymphknoten in Verbindung. Aus ihnen entstehen zwei Gefässe, die hinter der linken Carotis herumziehen, und ein drittes, welches in grossem Bogen vor der linken V. anonyma vorbeigeht, und die anderen beiden aufzunehmen scheint.

Nr. V. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Kleine Lymphdrüsen dicht unterhalb der Schilddrüse, durch zarte Stränge mit ihr verbunden; 3 mittlere links hinter der Schilddrüse, injiziert; rechts unten seitlich eine bohnengrosse, injizierte Drüse, durch 3 Bogen mit der Thyreoidea verbunden.

Nr. VI. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Sehr reichliche Lymphdrüsen unterhalb der Thyr., davon rechts und links je drei erbsengrosse, zu einem seitlichen Haufen vereinigte. Links ein langes, oben entspringendes, nach unten ziehendes Gefäss, welches ein reiches Netz von Gefässchen aus dem unteren Teil der Schilddrüse aufnimmt. Rechts ebenfalls ein oben mit mehreren Wurzeln entspringendes langes Gefäss, welches sich bald wieder teilt; seine Zweige wenden sich verschiedenen Lymphdrüsen zu. Kleine Äste aus der Schilddrüsenspitze, ein Netzwerk bildend, zu den der Spitze dicht angelagerten kleinen Drüsen, von denen vier injiziert sind. Ein Gefäss steigt links oben nach aufwärts, an dem Ansatz des Sternothyr. vorbei. Es lässt sich leider, da sein Ende abgeschnitten, nicht bis zu seiner Mündung in eine Drüse verfolgen.

Nr. VII. Junges Schwein. Postmortale Injektion (vergleiche Tafel XXVIII/XXIX).

Die Abbildung zeigt das grosse Netz der oben und das zierlichere der unten aus der Schilddrüse entstehenden Gefässe, sowie die Einmündungen derselben in die der Schilddrüsenspitze dicht benachbarten Lymphdrüsen. Auf der Oberfläche der Schilddrüse ist durch Anfüllung der oberflächlichen Lymphgefässe eine entsprechende Zeichnung zu erkennen.

Nr. VIII. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Mündung der aus dem unteren Teil der Schilddrüse entspringenden Gefässe in die benachbarten Drüsen (rechts seitlich ein Haufen grösserer) wie bei den bisherigen Fällen. Hinten links und hinten rechts entspringen jederseits oben zwei Gefässe, die hinter der Thyreoidea gleichfalls zu diesen Drüsen ziehen. Ausserdem entspringt aus dem obersten Teil der Schilddrüse jederseits ein Gefäss, welches zunächst aufwärts steigt, dann vor dem Ansatz der M. sternothyr. herumzieht und links

dann in langem Lauf neben der Schilddrüse bis zu Drüsen über der Teilung der Vena cava sup. herabläuft; rechts ist es nicht weiter zu verfolgen, weil abgeschnitten.

Nr. IX. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Auf der rechten Seite ein nach oben verlaufendes Gefäss, welches sich vor dem Ansatz des M. sternothyr. herumschlingt, dann leider abgeschnitten ist; die Umkehr der Richtung nach unten aber ist sicher feststellbar. Auf der anderen Seite Reste von ebenfalls nach oben verlaufenden Gefässchen, etwas höher eine Spur eines grösseren, das sie wohl aufnahm, welches um den Ansatz des M. sternothyr. sich herumwindet. Sonstiger Befund wie in den bisherigen Fällen.

Nr. X. Junges Schwein. Postmortale Injektion.

Jederseits ein langes, oben entspringendes, nach unten ziehendes Gefäss; unten kleine, in die dort liegenden Lymphdrüsen übergehende Ästchen.

Der typische Verlauf

der Lymphgefässe der **Schweine-Schilddrüse** ist hiernach der folgende.

Die Lymphgefässe entspringen aus der unteren Spitze oder dem oberen Teil der Schilddrüse; zuweilen gehen auch kleinere Gefässe aus dem mittleren Teile ab (vgl. Fall VIII und IX).

Sie streben alle einer Anhäufung von Drüsen zu, die am Thoraxeingang, zwischen Thyreoidea und Teilungswinkel der Vena cava sup., von reichlichem Fett umgeben, gelegen sind, und zum Teil eine recht beträchtliche Grösse, bis zu der einer Bohne, erreichen.

Die hierher führenden Wege sind doppelt: die aus dem oberen Schilddrüsenabschnitt entspringenden Lymphgefässe ziehen in langen Bogen, ohne viel Zuflüsse unterwegs zu erhalten, hinter oder seitlich von der Schilddrüse auf der Luftröhre zu diesem ihrem Ziele herunter; zuweilen (Fall VI, VIII, IX) ziehen die oben entspringenden Gefässe zuerst ziemlich vertikal auf

der Trachea in die Höhe, und schlingen sich dann vor dem Ansatz des M. sternothyr. nach abwärts. — Die andere, kürzere Bahn besteht in dem zierlichen Netz von Gefässen, die unten aus der Schilddrüse austreten und in die dort liegenden Lymphdrüsen einmünden.

Dass die Lymphgefässe bei ihrem Verlaufe sich an Blutbahnen anschliessen, konnte mit Sicherheit nicht beobachtet werden.

Rodentia: Kaninchen.

Die Schilddrüse liegt am obersten Teil der Trachea, und reicht etwa vom Ringknorpel bis zum 7., 8. Trachealringe. Die Lappen sind deutlich von einander abgesetzt, links und rechts von der Trachea gelegen, und durch einen nur bei grösseren Tieren deutlich erkennbaren, quer über die Trachea verlaufenden Isthmus verbunden.

Lymphdrüsen liegen erstens im unteren Dritteil der Trachea als Anhäufung von stecknadelkopfgrossen, in einer Fetthülle gelegenen Knötchen; ferner liegt in Höhe des Kehlkopfes jederseits lateral von der Vena jug. int. eine Lymphdrüse von der Grösse eines Apfelsinenkernes.

Die Injektion ist schwierig, besonders am jungen Tier, wegen der Zartheit des Organes. Eine Injektion des Isthmus ist am ausgewachsenen Tier von den beiden Lappen aus herbeizuführen.

Kaninchen.

Nr. I. Junges Kaninchen. Postmortale Injektion.

Die Lappen rechts und links von der Trachea, vom Ringknorpel bis etwa zum 7. Trachealringe reichend; jeder an Grösse einem kleinen Apfelsinenkern vergleichbar; ein Isthmus nicht erkennbar. Injektion nur links gelungen: Aus der nach unten weisenden Spitze der linken Thyreoidea entspringt mit zwei Wurzeln ein zartes Gefäss, welches in der Rinne zwischen Luft- und Speiseröhre herabzieht und sich in der

Höhe etwa des 13. Trachealringes in einen stecknadelkopfgrossen Lymphknoten ergiesst, der der Seitenwand der Trachea anliegt. Auch rechts, etwas höher, ist ein solcher Lymphknoten erkennbar, aber natürlich nicht injiziert. — Seitlich von der linken Thyreoidea Spuren von transversal verlaufenden Gefässchen.

Nr. II. Junges ♀ Kaninchen. In Narkose injiziert.

Injektion nur links gelungen. Aus der unteren Spitze der Thyreoidea entwickeln sich, mit zahlreichen, ein Netz bildenden, zarten Wurzeln, vier feine Stämme, die nach kurzem Verlauf vor der Trachea herunter in zwei dichtbenachbarte, auf der Vorderfläche der Trachea liegende, stecknadelkopfgrosse Lymphdrüschen einmünden. Ein anderes zartes Gefäss entspringt vom lateralen Rande der linken Thyreoidea, zieht auf dem Ösophagus herab und geht in Höhe der Lymphknoten auf die Trachea herüber. Seine Einmündung in die Lymphknoten ist mit Sicherheit nicht festzustellen, aber sehr wahrscheinlich.

Nr. III. Junges Kaninchen. Postmortale Injektion.

Injektion nur rechts gelungen, die linke Thyreoidea barst bei der Injektion. Rechts entspringt mit der Vena thyr. sup. ein verhältnismässig starkes Lymphgefäss, welches in seinem Laufe der Vene bis beinahe zu ihrer Einmündung in die Vena jugularis int. folgt, kurz vorher aber nach seitwärts abschwenkt, und in einem nach unten konvexen Bogen über die Vena jugularis int. fort und in eine grosse Lymphdrüse zieht, die an der lateralen Seite der Vena jugularis int. gelegen ist, der Grösse nach etwa einer Thyreoidea, der Lage nach dem Ringknorpel und den ersten sechs Ringen der Luftröhre entspricht. Von hier zieht dann ein Gefäss an der lateralen Seite der Halsgefässe herunter; die Injektion ist nicht ganz vollständig, sodass sich seine Einmündung nicht auffinden lässt. — Von der Thyreoidea direkt heruntersteigende Gefässe sind wegen des durch das Bersten der linken Thyreoidea hervorgerufenen Extravasates nicht erkennbar.

Nr. IV. Junges Kaninchen. Postmortale Injektion.

Schön gelungenes Präparat: Beide Lappen der Thyreoidea sind gut gefüllt; ein deutlicher, scharf begrenzter und gut injizierter Isthmus von 5 mm Breite verbindet beide Lappen miteinander. Deutlich ist ein seitliches und ein unteres Lymphgebiet zu unterscheiden. Seitliches Lymphgebiet: Jederseits entspringt aus dem oberen Horn ein geschlängelt nach lateralwärts laufendes Lymphgefäss, welches hier aber unabhängig von einer Vena thyr. sup. verläuft. Es kreuzt in seinem Laufe die Vena jug. int., indem es links vor, rechts hinter derselben bleibt, und lässt sich bis dicht an die lateral von

ihr gelegene Lymphdrüse hin verfolgen; leider nicht bis ganz in dieselbe hinein, da die Injektionsmasse nicht so weit vorgedrungen ist. — Das untere Lymphgebiet wird gespeist von den Gefässen, die aus dem unteren Teile der Schilddrüse und dem Isthmus entspringen. Der Isthmus selbst zeigt zierliche netzförmige Zeichnung infolge der Anfüllung seiner Lymphbahnen, die von den Seitenlappen aus herbeigeführt wurde. An der Übergangsstelle des rechten Lappens in den Isthmus entspringt ein Lymphgefäss, welches sich an die Seitenfläche der Trachea anlegt, etwa bis zu ihrer Mitte ihr folgt, dann lateralwärts und nach unten abbiegend, dicht über dem Angulus venosus in einen sehr kleinen Lymphknoten mündet; von hier aus sieht man hinter den Venen einen kleinen Strang herumziehen, offenbar den Anfang des Ductus thoracicus dexter. — Links entspringt mit acht zierlich geschlungenen Würzelchen aus der unteren Spitze und dem Isthmus ein zweites Gefäss, welches in der Rinne zwischen Trachea und Ösophagus bis in die Brusthöhle herunterzieht, und erst dicht über dem Herzen in einem kleinen Lymphknötchen von Stecknadelkopfgrösse sein Ende findet. — Ob man auch von einem oberen Lymphgebiet sprechen kann, ist zweifelhaft. Links steigt an der Trachea herauf ein zartes Lymphgefäss, welches am unteren Rande des Schildknorpels in einem Drüschen endet; wahrscheinlich setzt sich dies in die seitliche Lymphdrüse bogenförmig fort.

Nr. V. Ausgewachsenes ♀ Kaninchen injiziert (vergleiche Tafel XXVIII/XXIX).

Sehr gut gelungene Injektion. Form und Lage der Schilddrüsenlappen und des Isthmus giebt die Zeichnung wieder. Seitliches Lymphgebiet:[1]) nur rechts gefüllt. Gemeinsam mit der V. thyr. sup. (in der Zeichnung durchschnitten dargestellt) tritt auch ein zierlich geschwungenes Lymphgefäss aus dem oberen Horn der Schilddrüse, welches, sobald es die Vena jug. int. erreicht hat, auf derselben aufwärts zieht bis fast zur Höhe der Mitte des Schildknorpels, sich dann lateralwärts wendet und in die dicht neben der Vene liegende grosse seitliche Lymphdrüse einmündet, dabei eine zierliche bäumchenförmige Zeichnung auf derselben hervorrufend. — Alle übrigen Lymphgefässe gehören zum unteren Lymphgebiet;[2]) rechts ein aus dem oberen Horn mit dem eben beschriebenen gemeinsam entspringendes, welches aber sich bald von ihm trennt, und auf der Vena jug. int. nach abwärts verläuft; sein Ende war nicht injiziert. Rechts und links aus dem Übergang des Isthmus in die unteren Hörner entspringen dann mit mehreren Wurzeln eine Anzahl von Gefässen: links drei, die senkrecht auf der Vorderfläche der Trachea herunterziehen und in einen kleinen Lymphknoten einmünden; rechts entspringen zwei Lymph-

[1]) In der Figur mit s. L. bezeichnet.
[2]) In der Figur mit u. L. bezeichnet.

gefässe teils aus dem Isthmus, teils aus dem unteren Horn, und vereinigen sich nach einiger Zeit in Höhe des linken Lymphknötchens zu einem Stamme, der auch noch zwei andere Lymphgefässe aufnimmt, die in der Figur nicht dargestellt werden konnten, weil sie auf der Rückseite der Trachea, in der Rinne zwischen ihr und der rechten Seite des Ösophagus, aus dem rechten Lappen entspringend, herunterlaufen. Der gemeinsame Stamm der rechten Seite wendet sich dann nach dem Angulus venosus hin, wo er in einem kleinen Lymphknoten endet.

Nr. VI. Ausgewachsenes ♀ Kaninchen. Injiziert in Narkose.

Erfolg der Injektion kein sehr günstiger. Doch sieht man Lappen und Isthmus gut gefüllt. Links ist nur das untere, rechts das seitliche Lymphgebiet darstellbar. Links entspringt mit drei Wurzeln, von denen eine dem Isthmus, zwei der unteren Spitze des Lappens angehören, ein Lymphgefäss, welches, leicht geschlängelt, bald in der Rinne zwischen Luft- und Speiseröhre, bald auf der Vorderfläche der Luftröhre, herabzieht bis in die Brusthöhle hinein, wo es sich in einen Lymphknoten ergiesst. Rechts sieht man den Anfang eines seitlichen Lymphgefässes, welches mit mehreren Wurzeln aus dem oberen Horn entspringt, dessen weiterer Verlauf aber wegen mangelhafter Füllung nicht deutlich ist.

Nr. VII. Junges ♂ Kaninchen. Postmortale Injektion.

Beiderseits nur das untere Lymphgebiet injiziert. Links entspringen aus dem unteren Horn zahlreiche (etwa sechs) sehr zarte Lymphgefässe, die alle nach kurzem Verlauf, etwa zwei Trachealringen, in eine Lymphdrüse einmünden, die auf der Vorderfläche der Luftröhre liegt und etwa hirsekorngross ist. Aus ihr geht ein einzelnes stärkeres Gefäss hervor, welches vorn auf der Trachea herunterläuft und dicht vor der oberen Grenze der Thymus in einer stecknadelkopfgrossen Lymphdrüse endet. Ein eigenes Gefässchen geht aus dem Isthmus hervor, läuft ebenfalls auf der Trachea herab und endet, etwas höher (4—5 Ringe) wie das eben beschriebene, in einer zweiten Lymphdrüse. Rechts entspringt mit zwei Wurzeln ein Lymphgefäss, welches geschlängelt auf der Seitenwand der Trachea herabzieht und nach einiger Zeit zum rechten Angulus venosus hinüberstrebt, wo es sich nicht weiter verfolgen lässt.

Nr. VIII. Junges Kaninchen. Postmortale Injektion.

Injektion rechts durch Extravasate verdeckt. Drüsenlappen und Isthmus gut gefüllt. Links entspringt mit zahlreichen Wurzeln aus Drüse und Isthmus ein Lymphgefäss, welches auf der Vorderfläche der Trachea

herunterzieht, und etwa in der Mitte des Halses sich in ein kleines Lymphknötchen einsenkt. Seitliche Lymphgefässe beiderseits nicht darstellbar.

Nr. IX. Ausgewachsenes ♂ Kaninchen.

Seitliches Lymphgebiet durch Extravasate überschwemmt. Unteres Lymphgebiet gut darstellbar. Besonders deutlich sind, auch ohne Injektion, die in Fett eingehüllten Anhäufungen von kleinen Lymphknötchen auf der Mitte der Vorderfläche der Trachea. Rechts zieht aus der unteren Spitze der Thyreoidea ein Gefäss zunächst im Bogen etwa in die Mittellinie der Luftröhre, dann in derselben herunter bis zu der eben genannten Anhäufung von Lymphdrüschen in der Mitte des Halses, in deren eines er einmündet. Links entsteht aus dem Isthmus mit mehreren, aus dem unteren Horn mit 1 Wurzel je ein Gefäss; beide treffen sich in einem Lymphknötchen an der linken Seite der Trachea; aus demselben entspringt ein langes Lymphgefäss, welches links in der Rinne zwischen Speise- und Luftröhre herabläuft und sich in der Gegend des Angulus venosus nicht weiter verfolgen lässt.

Nr. X. Ausgewachsenes ♀ Kaninchen. Postmortale Injektion.

Seitliches Lymphgebiet: negativer Befund. Unteres Lymphgebiet: Links mit zwei, rechts mit einer Wurzel entspringen aus den Lappen unten je ein Lymphgefäss. Das linke verläuft vorn, das rechte hinten auf der Trachea herab, ohne einen Lymphknoten zu passieren; beide verschwinden in der Brusthöhle unter den Lappen der Thymus. Es scheint fast, als handele es sich hier um direkte Zweige zum Ductus thoracicus.

Zusatz: Grosse ♂ Ratte. Postmortale Injektion.

Injektion nur rechts gelungen; hier aber beide Lymphgebiete deutlich. Seitliches Lymphgebiet: Aus dem oberen wie dem unteren Horn begiebt sich je ein geschlängeltes Lymphgefäss zur seitlichen Lymphdrüse herüber, auf dieser die bäumchenförmige Zeichnung hervorrufend. Unteres Lymphgebiet: Aus dem unteren Horn entspringt ein Lymphgefäss, welches fast schon an der Hinterfläche der Trachea gelegen, an dieser ein Stück herunterzieht und sich dann zum rechten Angulus venosus wendet, wo es nicht weiter sich verfolgen lässt.

(Über die Gründe, weshalb nur diese eine Ratte untersucht wurde, siehe oben S. 11).

Aus einer Vergleichung der hier beschriebenen Präparate von **Nagetieren** (Kaninchen und Ratte) ergiebt sich also folgendes als

typischer Befund:

Die Lymphgefässe der Nagetier-Schilddrüse entspringen, zuweilen (Fall III, V) sich den Blutgefässen für ein kurzes Stück anschliessend, aus den oberen und unteren Hörnern der Drüse und aus dem Isthmus. Die Verbreitungswege der Lymphe lassen sich in ein seitliches und ein unteres Lymphgebiet sondern; hierzu käme, falls man den Fall IV als dafür beweisend heranziehen will, noch ein oberes Lymphgebiet; doch erscheint eine Notwendigkeit hierzu nicht vorliegend: es ist wohl nur als eine Wurzel des seitlichen Systems zu betrachten.

Welche von den Drüsengruppen als die Hauptdrüsen aufzufassen sind, ist gleichfalls schwer zu entscheiden. Dem Volumen nach übertrifft die in Höhe des Kehlkopfs lateral von der Vena jug. int. gelegene seitliche Lymphdrüse, von der Grösse eines Apfelsinenkernes und grösser, die übrigen ganz beträchtlich. Doch füllen sich die zuführenden Gefässe nicht immer (Fälle II, VI, VII, VIII, IX, X); andererseits haben sich auch die Gefässe des unteren Systems nicht immer injizieren lassen.

Für die Auffassung der Drüsen des unteren Gebietes, die als kleine, von Fett umhüllte Häufchen auf der Vorderfläche der Trachea etwa in der Mitte des Halses liegen, und jede etwa die Grösse eines Stecknadelkopfes haben, als Hauptdrüsen, spricht es, dass gewöhnlich die meisten Lymphgefässe, besonders stets die des Isthmus, in sie münden; dagegen aber, dass in Fall X die Gefässe des unteren Systems bei ihnen vorbeiziehen und direkt der Brustapertur zustreben, wo sie nicht weiter verfolgbar sind.

Das Schema des Lymphgefässverlaufes ist stets gleich: untere Lymphgefässe, aus Isthmus und unteren Hörnern entspringend, vor, neben und hinter der Trachea hinunterziehend, die Drüsengruppe auf der Vorderfläche der Trachea gewöhnlich durchsetzend, streben zur Brusthöhlenöffnung. Seitliche Lymphgefässe, aus dem oberen, auch dem unteren Horn entspringend, streben zur grossen seitlichen Lymphdrüse.

Hervorzuheben ist das durchaus selbständige Verhalten des Isthmus, welcher nicht nur in seiner Substanz ein reiches Netz von Lymphgefässen, die beide Lappen verbinden, enthält, sondern auch eigene Gefässe zum unteren Lymphgebiet beisteuert.

Carnivora: Hund und Katze.

Die Schilddrüse besteht aus zwei Lappen, welche jederseits neben der Trachea im Gebiet der obersten Trachealringe liegen. Beim Hunde fand sich nie ein Isthmus, wie dies auch der Grösse der untersuchten Tiere entspricht. (Nach Leisering (8) S. 515 fehlt derselbe bei kleinen und mittleren Hunden sehr oft.) Bei den Katzen, auch den jungen, ist ein Isthmus deutlich, und seine Injektion von den Lappen aus sehr leicht.

Lymphdrüsen liegen als fettumhüllte Häufchen vor der Trachea in der Mitte und im unteren Dritteil des Halses; ferner seitlich in Höhe des Kehlkopfes je eine grosse neben der Vena jugularis int. Bei den Katzen finden sich grössere Drüsen auch noch am Thoraxeingang und oberhalb der Clavicula.

Die Injektion ist verhältnismässig leicht.

Hund.

Nr. I. Junger ♂ Hund. In Narkose injiziert.

Gut gelungene Injektion. Die Lymphdrüse, zu welcher die injizierten Wege führen, liegt seitlich dicht neben dem Kehlkopf und hat die Grösse etwa einer Kaffeebohne. Die Lymphgefässe treten aus der

linken Thyreoidea aus an ihrer unteren Spitze, an ihrer medialen Seite und an ihrer oberen Spitze. An der unteren Spitze treten zwei Gefässchen hervor, welche sich nach kurzem Laufe vereinigen, dann eine Insel bilden, und darauf zu einem Gefäss zusammenfliessen, das vertikal an der Seite der Luftröhre und parallel dem medialen Schilddrüsenrande in die Höhe zieht und nach Abgabe einer Anastomose zu den anderen gleich zu erwähnenden Lymphgefässen vor dem Ansatz des M. sternothyr. herum nach seitwärts zieht und in die Lymphdrüse einmündet. Aus dem übrigen Teil der Thyreoidea entwickeln sich mit sehr zierlichem Gefässnetz drei Endstämmchen, welche hinter dem Ansatz des M. sternothyr. herum in die Lymphdrüse münden und auf ihr eine bäumchenförmige Zeichnung hervorbringen. An der rechten Thyreoidea entspringen sowohl an der medialen wie lateralen Seite oben Lymphgefässe, die sich in der beschriebenen Weise teils vor, teils hinter dem Ansatz des M. sternothyr. herumschlingen, um in die seitliche Lymphdrüse zu münden. Ein dem linken entsprechendes Gefäss der unteren Spitze hat sich nicht gefüllt.

Nr. II. Alter Hund. Postmortale Injektion.

Injektion links gut, rechts mässig. Links ist deutlich ein seitliches und ein unteres Lymphgebiet zu erkennen. Das untere Lymphgebiet wird gebildet durch ein aus der unteren Schilddrüsenspitze mit zwei Wurzeln entspringendes Gefäss, welches zuerst dem Ösophagus anliegend, beim 11. Trachealringe auf die Luftröhre hinüber und an der Vorderfläche derselben bis zum 22. Trachealringe herabzieht, wo es in einem Häufchen ganz kleiner Lymphdrüschen endet. Das seitliche Lymphgebiet besteht aus drei von der lateralen Seite der oberen Spitze entspringenden Gefässen, die in die hier bohnengrosse seitliche Lymphdrüse, sich teilweise überkreuzend, münden. Sie legen sich anfangs an Blutgefässe der Schilddrüse an. Rechts sind es ebenfalls drei sich kreuzende Gefässe, die aus dem oberen lateralen Teil der Thyreoidea entspringen und in die seitliche Lymphdrüse einfliessen. Ein unteres Lymphgebiet ist hier nicht zu erkennen.

Nr. III. Alter ♀ Hund. Linke Thyreoidea in Narkose, rechte unmittelbar p. m. injiziert.

Injektion links gelungen; Befund rechts durch Extravasate gestört. Links entwickelt sich, mit zierlichen Wurzeln, aus der unteren Spitze ein auf der Trachea in die Höhe ziehendes Gefäss (vgl. Fall I), welches unterwegs vom medialen Seitenteil der Schilddrüse noch vier Zuflüsse erhält. Es zieht über den M. cricothyr. hinweg, vor dem Ansatz des M. sternothyr. herüber zur seitlichen grossen Lymphdrüse. Ausserdem fliessen in einen dieser benachbarten kleinen Lymphknoten zwei Ge-

fässe aus dem oberen Schilddrüsenhorn. Rechts zwei den Anfang der Vena thyr. sup. umklammernde, sich bald von ihr trennende Lymphgefässe, zur seitlichen grossen Lymphdrüse. Ein unteres Lymphgebiet weder links noch rechts darstellbar.

Nr. IV. Alter ♂ Hund (vergleiche Tafel XXVIII/XXIX). Tod während der Injektion.

Sehr gut gelungene Injektion. Die Tafel sagt hier mehr als genaue Beschreibung. Man unterscheidet deutlich seitliches und unteres Lymphgebiet[1]), sieht die Art, wie die Gefässe den M. sternothyr. umfassen, erkennt das aus dem Unterhorn und der medialen Seite sich bildende, vertikal aufsteigende Lymphgefäss, welches zur seitlichen Lymphdrüse geht, und sieht auch die unteren prätrachealen Lymphknötchen, von denen sich eines injiziert hat.

Nr. V. Neugeborener ♂ Hund. Injektion in Narkose.

Sehr gut gelungene Injektion. Unteres und seitliches Lymphgebiet scharf unterscheidbar. Zu den zarten prätrachealen Drüschen des unteren Lymphgebietes, die als kleines Häufchen in der Höhe etwa des 15. Trachealringes liegen, führen von beiden unteren Hörnern der Thyreoidea Gefässe auf der Luftröhre herab, links 1, rechts 1, welches mit 2 Wurzeln entspringt. Das seitliche Lymphgebiet besteht jederseits aus einer kleinerbsengrossen seitlichen Lymphdrüse und den zuführenden Gefässen; links sind es zwei Gefässe, die, das eine vor, das andere hinter dem M. sternothyr. herumziehen; rechts ist es nur ein Gefäss. Dieses aber entsteht auf eigenartige Weise: seine eine Wurzel nämlich entspringt aus der medialen Seite des oberen Schilddrüsenteiles; seine andere aber entspringt aus dem entsprechenden Teil der linken Schilddrüse, mit zwei Wurzeln, von denen die eine mit der vorderen Wurzel des seitlichen Lymphgefässes kommuniziert, und zieht zwischen Schildknorpel und erstem Trachealring nach der rechten Seite hinüber — ein gewiss interessanter Befund.

Nr. VI. Neugeborener ♂ Hund (gleicher Wurf wie V). Injektion in Narkose.

Seitliches Lymphgebiet mit Sicherheit, unteres mit Wahrscheinlichkeit zu erkennen. Letzteres besteht aus einem blau injizierten Knötchen im Haufen der prätrachealen Lymphdrüsen, zu dem eine Andeutung eines Gefässes von links her zu gehen scheint. Links ist die seitliche, etwa reiskorngrosse Lymphdrüse blau injiziert; die zuführenden Gefässe kommen von unten (1) aus der Spitze, und von oben (2) hinter dem Sternothyreoideus-Ansatz herum. Rechts gehen mit der V. thyr. sup. zwei Gefässe, die sich bald von ihr trennen und der seitlichen Lymphdrüse zustreben.

[1]) In der Figur mit s. L. und u. L. bezeichnet.

Nr. VII. Neugeborener ♀ Hund (gleicher Wurf wie V). Injektion in Narkose.

Injektion nur links, dort aber gut, gelungen. Im seitlichen Lymphgebiet ein hinter dem Ansatz des M. sternothyr. zur seitlichen Lymphdrüse ziehendes Gefäss. Im unteren Lymphgebiet ein an der Trachea herablaufendes Gefäss, welches unten von der medialen Seite der linken Schilddrüse entspringt und, unterwegs drei Schaltdrüschen von Stecknadelkopfgrösse durchsetzend, nach abwärts zieht.

Nr. VIII. Neugeborener ♀ Hund (gleicher Wurf wie V).

Links und rechts Andeutungen der seitlichen Lymphgefässe; rechts lässt sich dasselbe auf den M. sternothyr. bis fast zur seitlichen Lymphdrüse hin verfolgen. Links folgt das mit zwei Wurzeln entspringende Gefäss zuerst annähernd der V. thyr. sup.

Nr. IX. Neugeborener ♂ Hund (gleicher Wurf wie V).

Injektion gut gelungen. Rechts schlingt sich ein Gefäss vor dem Ansatz des M. sternothyr. herum, um in die seitliche Lymphdrüse, die injiziert ist, einzumünden. Links ziehen zwei Gefässchen hinter dem Sternothyreoideus in die injizierte seitliche Drüse; von ihr geht der Anfang eines nach abwärts ziehenden Gefässes aus.

Nach dieser Übersicht der **beim Hunde** erhaltenen Resultate ergiebt sich folgender

typischer Befund:

Die Lymphgefässe der Schilddrüse des Hundes entspringen, zuweilen (Fall II, III, VI, VIII) sich für ein kurzes Stück den Blutgefässen anschliessend, aus dem oberen und unteren Horn und an der ganzen medialen Seite, an dieser dann meist ein reich gegliedertes Gefässnetz bildend. Das Verbreitungsgebiet sondert sich deutlich in ein unteres und ein seitliches Lymphgebiet. Das untere Lymphgebiet hat sein Ziel in einer Gruppe stecknadelkopfgrosser Drüschen, die in der Mitte des Halses vor der Trachea gelegen sind, und von den unteren Hörnern der Schilddrüse Zufluss erhalten. Freilich liessen sich diese Drüschen und ihre Gefässe nicht immer (Fall I, III, VIII, IX) injizieren; zuweilen (Fall VII) sind unterwegs im Laufe der

unteren Gefässe stecknadelkopfgrosse Drüschen eingeschaltet („Schaltdrüsen" Stahr).

Das seitliche Lymphgebiet besteht in einer, bei grösseren Hunden bis bohnengrossen, etwas nach lateralwärts und oben gelegenen Lymphdrüse, neben der zuweilen (Fall III) durch Injektion noch vereinzelte kleinere Lymphdrüschen sichtbar wurden. Die Zuflüsse entstammen dem oberen Teil der Schilddrüse, und laufen vor oder hinter dem Ansatz des M. sternothyreoideus, oder denselben umfassend, in die Lymphdrüse hinein. Ausserdem findet sich zuweilen (Fall I, III, IV) ein sehr merkwürdiges Lymphgefäss, welches, mit reich verzweigtem Gefässnetze, die Lymphe von der ganzen medialen Seite der Thyreoidea sammelt, ziemlich vertikal, dem medialen Schilddrüsenrande parallel, in die Höhe steigt und sich dann gleichfalls um den Ansatz des M. sternothyreoideus herum zur grossen seitlichen Lymphdrüse begiebt. Diese selbst zeigt zuweilen (Fall IX) einen vertikal absteigenden Abfluss.

Als Hauptdrüse ist offenbar die grosse seitliche Lymphdrüse zu betrachten, deren Gefässe sich stets injizieren liessen, und ausserdem die übrigen Schilddrüsengefässe an Zahl und Kaliber übertrafen.

Kommunikationen beider Schilddrüsen kommen vor, wie z. B. in Fall V beobachtet wurde.

Ein Isthmus hat den hier benutzten Tieren stets gefehlt.

Anmerkung: Ein Vergleich mit den von Sappey am Hund und am Bären erhaltenen Resultaten, die er auf Taf. XLVI Fig. 1 und 2 in seinem grossen Atlas (14) abgebildet hat, lehrt den Unterschied erkennen zwischen den Erfolgen der Quecksilber-Methode und denen des Gerotaschen Verfahrens: Es ist je ein Lappen (Lobus lateralis) abgebildet, der von einem reichen Netzwerk von Lymphgefässen umsponnen wird. Die Stämmchen sammeln sich dann zu grösseren, die an der unteren Spitze und oben lateralwärts zu je einem (beim Bären zu je zwei) Drüschen zusammenlaufen, die von der Substanz der Schilddrüse kaum um ihren eigenen Durchmesser entfernt liegen. Das sind also nur solche Drüsen, die ich nach

Stahr als Schaltdrüsen bezeichne: wieviel weiter können wir mittelst der Gerotaschen Methode den Verlauf der Lymphbahnen, selbst auf Strecken von vielen Centimetern, verfolgen!

Katze.

Nr. I. Neugebor. ♂ Kätzchen. Injiz. in Narkose.

Sehr gut gelungene Injektion. Nach den Drüsen lassen sich dreierlei Lymphgebiete unterscheiden: Ein oberes seitliches, dargestellt durch eine seitlich vom Kehlkopf gelegene etwa hanfkorngrosse Lymphdrüse, nebst 1—2 benachbarten kleineren; ein unteres seitliches, dargestellt durch kleine Drüschen, die oberhalb der Clavicula auf dem Plex. brachialis liegen; und ein unteres mediales, dargestellt durch eine Anzahl kleiner Knötchen, welche in Fett eingebettet, am Eingang zur Brusthöhle vor der Trachea dicht vor der Teilung der Vena cava sup. gelegen sind.

Zum oberen seitlichen Lymphgebiet geht jederseits ein Zweig aus dem Seitenteil der Thyreoidea; links auch die grosse, rechts nur eine kleine seitliche Lymphdrüse injiziert; das Gefäss windet sich links hinter Carotis und Vena jugularis herum. Rechts und links senden die Drüsen dieses Gebietes je einen langen Zweig zu einer Drüse des unteren seitlichen Lymphgebietes. Rechts entspringen zwei, links ein der Trachea folgendes Gefäss aus dem unteren Rande der Thyr. und des Isthmus, welches in die Drüsen des unteren medialen Gebietes, von denen fünf injiziert sind, ziehen; das rechte Gefäss anastomosiert mit einem gleichfalls dorthin gehenden Zweige, den die obere seitliche Lymphdrüse aussendet. Vom unteren medialen zum unteren seitlichen Lymphgebiet geht rechts ein Verbindungszweig oberhalb der Clavicula entlang.

Nr. II. ♂ Neugeborenes Kätzchen (gleicher Wurf wie I).

Am 12. V. 1900 abends wurde das Tier chloroformiert, die Injektion von der linken Thyreoidea aus vorgenommen, darauf die Wunde wieder vernäht; erst am nächsten Tage wurde das Tier getötet und präpariert (über den Zweck dieses Vorgehens s. vorher S. 9). Der grösste Teil des Farbstoffes fand sich, ausser in der Schilddrüse selbst, in den Drüsen des oberen seitlichen Lymphgebietes; links war die grosse, rechts die grosse und eine kleinere Lymphdrüse injiziert. Hierher leiteten die charakteristischen, um die Mm. sternothyr. sich schlingenden Gefässe. Die Drüsen des unteren seitlichen Lymphgebietes waren frei; Gefässe nicht sichtbar. Zwischen Vena jug. und Trachea lag links ein reiskorngrosses injiziertes Knötchen, zu dem ein aus dem unteren

Horn kommendes Gefäss wies; es lag dicht über der Apertura thor. sup. Dicht daneben ein anderes, kleines, mehr mediales, welches vom Isthmus her gespeist wurde. Rechts Reste von zwei vertikal herabziehenden Gefässen, von denen das laterale zwei sehr kleine Schaltdrüschen durchsetzt.

Nr. III. Ausgewachs. ♂ Katze. In Narkose injiziert.

Oberes seitliches Lymphgebiet: Bohnengrosse Lymphdrüse, gespeist jederseits durch zwei stark geschlängelt hinter dem M. sternothyr. verlaufende Gefässe, welche mit mehreren Wurzeln aus den oberen Hörnern entspringen. Unteres seitl. Lymphgebiet: Aus dem rechten unteren Horn zieht ein Lymphgefäss quer herüber zu einer linsengrossen Drüse, die im Winkel zwischen der V. jug. ext. und einem ihrer Äste liegt. Ein reiches Gefässnetz fliesst aus beiden unteren Hörnern und dem Isthmus zusammen zu einem grossen Lymphgefäss, welches auf der Vorderfläche der Trachea herunterzieht, und sich dann gleichfalls nach rechts hinüberwendet, wo es zwischen V. subcl. dextra. und V. jug. int. dextra verschwindet. Unteres med. Lymphgebiet: Befund negativ.

Nr. IV. Erwachsene ♂ Katze.

Gut gelungene Injektion. Oberes seitliches Lymphgebiet: Rechts und links je ein um den M. sternothyreoideus sich schlingendes geschlängeltes Gefäss zur grossen seitlichen Lymphdrüse. Links giebt dies Gefäss gleich nach seinem Austritt aus der Schilddrüse einen Ast ab, der in der Tiefe auf dem Ösophagus abwärts zieht, sich aber nicht bis zu einer Drüse verfolgen lässt. Unteres seitliches Lymphgebiet: Befund negativ. Unteres mediales Lymphgebiet: Jederseits neben der Trachea liegt am Eingang des Thorax eine Drüse von der Grösse einer kleinen Bohne, von denen die rechte, etwas höher gelegene, die Lymphgefässe des unteren Hornes und eines Teiles des Isthmus, die linke die des linken unteren Hornes und der Hauptmasse des Isthmus aufnimmt; dadurch wird auf ihrer Oberfläche eine reiche Zeichnung hervorgerufen. Die Gefässe der linken Drüse sondern sich, nach netzförmigem Anfange, in zwei Stämme, die rechts und links von einer medialen unpaaren Vene verlaufen, welche den grössten Teil der Venen beider Lappen von den einander zugekehrten Seiten her aufnimmt, dabei den Isthmus überbrückend. — Vom Isthmus gehen nach oben Schleifen, die sich wieder in die Schilddrüsenlappen einsenken.

Nr. V. Junge ♀ Katze. Postmortale Injektion.

Injektion nur rechts gelungen. Zwei Gefässe zur seitl. Lymphdrüse, eines zu einer fettumhüllten Gruppe kleiner Drüsen über dem Thorax-

eingang und ein unter der Vena anon. dextra verschwindendes, mit zwei Wurzeln aus dem Unterhorn entspringendes, von dessen Wurzeln die eine der V. thyr. inf. ein Stück folgt; die beiden Wurzeln fliessen erst in einem Drüschen der oben genannten Gruppe zusammen; von da an st es erst 1 Gefäss.

Nr. VI. Ausgewachs. ♂ Katze. Postmortale Injektion.

Links alle drei Lymphsysteme bedacht: Die seitliche grosse Lymphdrüse und die unteren medialen (hier wieder zwei grössere Drüsen von der Grösse einer Kaffeebohne), durch je ein Gefäss; zum seitlichen unteren System weist ein sehr zartes, aus dem linken Unterhorn entspringendes Gefäss, dessen Ende nicht auffindbar ist. Rechts nur je ein Gefäss zur seitlichen grossen und zur unteren medialen Lymphdrüse.

Nr. VII. Ausgewachs. ♂ Katze. Postmortale Injektion.

Zur Kontrolle des Einflusses der Einstichrichtung wurde links von unten nach oben, rechts umgekehrt injiziert. Links hat sich nun gerade das untere System (Gefäss vom unteren Rande der Schilddrüse zur hier erbsengrossen Drüse in der Brustapertur) gefüllt. Die seitlichen oberen Lymphdrüsen zeigen beiderseits etwas Injektion, zuführende Gefässe nicht auffindbar. Befund sonst negativ.

Nr. VIII. Ausgewachsene Katze. Postmortale Injektion.

Zur Kontrolle wie bei VII links von unten nach oben, rechts umgekehrt injiziert. Links seitliches oberes (zwei Gefässe, eines vom Isthmus, eines vom oberen Horn, ziehen nach oben und seitwärts unter dem Ansatz des M. sternothyr. herum) und mediales unteres System gefüllt. Rechts ebenfalls: zwei Gefässe aus dem Oberhorn, eines aus dem Unterhorn. Die Drüsen in der Brustapertur sind hier sehr gross, die grösste, über bohnengrosse, nimmt je ein Gefäss vom Unterhorn, vom linken und vom rechten Winkel des Isthmus auf; eine kleinere das Gefäss der rechten Seite; beide sind injiziert; ausserdem sind noch einige, darunter zwei grössere, nicht injizierte Drüsen vorhanden.

Nr. IX. Ausgewachsene ♂ Katze. Postmortale Injektion.

Injektion mässig gut. Spuren seitlicher oberer Lymphgefässe. Je ein Gefäss zieht, rechts stark geschlängelt, aus dem Unterhorn nach abwärts zu einer stecknadelkopfgrossen, vor der Trachea gelegenen, gleichfalls injizierten Lymphdrüse im unteren Dritteil des Halses.

Nr. X. Ausgewachsene ♀ Katze. Postmortale Injektion.

Injektion gut gelungen. Seitliche obere Lymphgefässe nur in Spuren sichtbar. Interessant ist der Befund im unteren Lymphgebiet: Links mit zwei, rechts mit einer Wurzel entspringt aus den Unterhörnern je ein Gefäss; beide vereinigen sich nach kurzem Verlaufe (zwei Trachealringe) zu einem, welches zunächst vertikal auf der Trachea (ebenfalls nur zwei Ringe weit), herunterzieht und dann nach links auf den Ösophagus übergeht, wo es in drei stecknadelkopfgrossen Drüschen endet, die etwa der Grenze zwischen mittlerem und unterem Dritteil des Halses entsprechen. Sonstiger Befund negativ.

Nr. XI. Ausgewachsene ♀ Katze. Postmortale Injektion.

Injektion links durch Extravasate schwer erkennbar, Isthmus garnicht injiziert, nicht sichtbar. Interessanter Befund links: Aus dem Unterhorn zieht am Seitenrande der Trachea ein Gefäss herab zum Ösophagus herüber, welches hier im unteren Halsdritteil in einem inmitten anderer, fettumwachsener, nicht injizierter Drüsen gelegenen Knötchen endet; von hier führt aber ein Zweig[1]) zu einem Häufchen Drüsen, die in der Brustapertur gelegen sind und von denen das eine gleichfalls injiziert ist. Links ausserdem ein Gefäss zur seitlicheu grossen Lymphdrüse. Rechts ein nach unten seitlich strebendes Gefäss des Unterhornes, dessen weiterer Verlauf nicht darstellbar ist.

Für die **Katzen-Schilddrüse** ergiebt sich hiernach folgender

typischer Befund:

Die Lymphgefässe der Schilddrüse der Katze entspringen aus der Spitze des oberen und unteren Hornes und aus dem fast nie fehlenden (vgl. aber Fall XI) Isthmus. Ein Anschluss an den Verlauf der Venen bei ihrem Austritt konnte nicht festgestellt werden.

Die oben entspringenden Lymphgefässe, auch die des Isthmus, wenn sie vorhanden sind (vgl. Fall VI und VIII), wenden sich, einfach oder zu zweien, um den Ansatz des M.

[1]) Verbindung des unteren seitlichen mit dem unteren medialen Lymphgebiet!

sternothyreoideus, bald vor, bald hinter ihm verlaufend, nach lateralwärts und oben zu einer beim erwachsenen Tier etwa bohnengrossen Lymphdrüse (an deren Stelle sich beim jungen Tiere, Fall I, zwei kleinere Drüschen fanden). Diese grosse seitliche Lymphdrüse mit den zuführenden Gefässen entspricht dem oberen Lymphgebiet, und kann zugleich wohl, da sie oder ihre Gefässe ausnahmslos injiziert wurden, auch das Kaliber derselben ein beträchtliches ist, als Hauptdrüse betrachtet werden.

Die eigentlich regionären Drüsen des unteren Lymphgebietes sind offenbar die an Grösse oft (Fall IV, VI, VII, VIII) ziemlich beträchtlichen (Kaffeebohnengross und darüber beim ausgewachsenen Tiere) Lymphdrüsen, welche in oder dicht über der Brustapertur, von Fett umhüllt, zum Teil von der Thymus bedeckt, vor oder zu beiden Seiten der Luftröhre liegen. Sie wurden mit den zu ihnen strebenden Gefässen, welche aus Unterhorn und Isthmus stammen, als unteres mediales Lymphgebiet bezeichnet. Auf dem Wege dahin passieren die Gefässe zuweilen (Fall II, V, IX, X, XI) offenbar als „Schaltdrüsen“ (Stahr) aufzufassende Gruppen kleiner, vor der Trachea oder dicht neben ihr auf dem Ösophagus gelegener, der Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel entsprechender Lymphknötchen, in denen sie in einigen Fällen (Fall II, IX, X) endeten. Offenbar aber muss man eine konstante Kommunikation dieser mit den in der Apertur gelegenen Drüsen annehmen.

In einigen Fällen (Fall I, III, VI, XI) füllten sich Drüsen, oder dahin weisende Gefässe, welche seitlich oberhalb der Clavicula gelegen sind, und wohl den Lymphoglandulae cerv. prof. inf. des Menschen entsprechen. Sie und ihre Gefässe wurden als unteres seitliches Lymphgebiet bezeichnet. Für eine Kommunikation dieses unteren seitlichen Lymphgebietes mit dem unteren medialen spricht der Befund in Fall XI.

Der Isthmus enthält sehr reichlich Lymphgefässe, die eine Verbindung zwischen den lymphatischen Räumen beider Lappen herstellen. Er füllte sich stets von beiden Lappen her, brauchte nicht noch besonders injiziert zu werden. Auch aus ihm gehen Gefässe hervor, die sich dann dem einen oder anderen aus den Hörnern stammenden Gefässe anschliessen.

Kommunikationen beider Schilddrüsenlappen vermittelst ihrer Lymphgefässe, abgesehen vom Isthmus, wurden gleichfalls beobachtet (vgl. Fall IV, VIII und X).

Mensch.

Nr. I. ♂ neugeborenes Kind.

Anfüllung des rechten Lappens und des Isthmus gut, des linken Lappens nur zum Teil gelungen. Die Mehrzahl der Lymphgefässe steigt nach oben, um sich dann im Bogen seitlich zu den Lymphoglandulae cerivcales profundae superiores zu begeben und in diese einzusenken: So rechts zwei ziemlich vertikal auf der Schilddrüse emporsteigende Gefässe, die sich unter dem Ansatz des M. sternothyreoideus nach der Seite herüberwinden und dann vor der Carotis vorbei und zwischen ihr und der V. jug. int. abwärtsziehend sich in eine der etwa fünf grösseren Lymphoglandulae cerv. prof. sup. einsenken; ferner ein mit zwei Wurzeln mehr vorn aus dem oberen rechten Horn entstehendes Lymphgefäss, welches über und vor dem Ansatz des M. sternothyr. nach seitwärts herumzieht und in die grösste der eben genannten Lymphdrüsen mündet; dieselbe zeigt gleichfalls blaue Injektion. Aus dem rechten Horn entspringt ferner noch ein Gefäss, welches vor dem Ringknorpel nach der Mitte zieht, hier eine kleine Drüse passiert, dann über den linken M. cricothyr. verläuft, dann plötzlich umwendet, wieder ein Stück nach der Mittellinie, darauf nach unten, schliesslich nach oben und seitwärts zieht, also eine Schleife bildet; es geht über den Ansatz des M. sternothyr. sin. hinweg und endet in der grössten der linken Lymphogland. cerv. prof. sup., dieser noch einen Teil der Injektionsmasse zuführend. Aus dem linken oberen Horn entspringen keine seitlichen Lymphgefässe; wohl aber sowohl links wie rechts aus den unteren Hörnern und dem Isthmus solche, die vor und neben der Trachea nach unten ziehen und sich in Drüsen der Jugulargegend einsenken.

Nr. II. ♂ Fötus von 25 1/2 cm Scheitelsteisslänge.

Sehr kleine, nicht ganz leicht zu beurteilende Verhältnisse. Rechts störte ein Extravasat, welches später entfernt wurde. Darauf wurde

eine Nachinjektion vorgenommen. Jederseits entspringen aus dem oberen Horn zwei bis drei Lymphgefässe, welche sich nach oben und lateralwärts wenden und in die Lymphoglandulae cerv. prof. sup. einsenken. Rechts sind die die einzelnen Lymphknoten verbindenden Äste gleichfalls injiziert. Aus den unteren Seitenteilen der Schilddrüse treten jederseits gleichfalls zarte Gefässe heraus, welche in die Lymphogland. cerv. prof. inf. einmünden. Vertikal herabziehende, unten aus der Thyreoidea entspringende zarte Ästchen gehen bis unter die Lappen der Thymus, wo sie wahrscheinlich in die dort gelegenen Lymphdrüsen übergehen; doch ist die Injektionsmasse nicht soweit vorgedrungen.

Nr. III. Neugeborenes Kind.

Injektion links nicht ausreichend. In der Mitte des Ringknorpels liegt eine etwa kleinlinsengrosse Drüse, welche von dem Übergang des oberen Hornes der Schilddrüse in den Isthmus jederseits ein vertikal auf dem M. cricothyr. emporsteigendes Gefässchen erhält. Rechts ist die ganze Kette der Lymphoglandulae cervicales prof. injiziert, ihre Verbindungen untereinander sind deutlich. Die oberste der Drüsen ist erbsengross, fast gänzlich mit Injektionsmasse angefüllt, die anderen, etwa sechs, sind kleiner, mehr länglich und nur zum geringen Teil gefüllt. Ausserdem sind noch einige uninjizierte Drüsen vorhanden. Die ganze Kette liegt an der lateralen Seite der V. jug. int. Auch auf der Vorderfläche dieser Vene, etwa in Höhe des Isthmus, liegen rechts zwei Lymphknoten, die sowohl mit der Thyreoidea als mit der Kette der tiefen Halslymphdrüsen in Verbindung stehen. Die letzteren werden durch Gefässe gefüllt, die hinter der Vena jug. int. herumziehen, während die zu den oben genannten beiden Lymphknoten gehörigen Ästchen natürlich vor der Vene verlaufen; ausserdem geht in die oberste rechte Cervicaldrüse noch ein auf dem M. thyreohyoid. dexter emporsteigendes Gefäss. Von ihnen aus gehen zu der Hauptmasse der tiefen Halsdrüsen zwei Gefässe quer über die Jugularis fort, von denen sich das eine noch in zwei Zweige teilt. Eine Reihe von Gefässen (mindestens drei) entstehen aus dem Unterteil der Schilddrüse und ziehen zu den Drüsen der Jugulargegend, zum Teil unter die Thymus; eins dieser Gefässe, welches deutlich links entspringt, zieht scharf nach rechts hinüber.

Nr. IV. Neugeborenes Kind.

Material schon stark in Fäulnis übergegangen. Rechts haben sich die Lymphoglandulae cerv. prof. sup. injiziert; links zwei Lymphgefässe, die um den Ansatz des M. sternothyr. herum sich nach den linken Halsdrüsen hinbegeben. Die unteren Lymphgefässe undeutlich.

Nr. V. ♀ Fötus von ca. 25 cm Scheitelsteisslänge.

Sehr gut gelungene Injektion. Linke Seite: Aus dem oberen Horn steigt ein Lymphgefäss seitlich am Kehlkopf in die Höhe, bis es unter die Vena maxillaris ext. gelangt. Hier bildet es eine Schleife und geht dann in eine Lymphdrüse über, die an der Einmündung der V. max. ext. in die V. jug. int. liegt. Hier beginnt dann die Kette der Lymphoglandulae cervicales prof. sup., die sich auf die laterale Seite der V. jug. int. herüberschlingt. Es sind etwa fünf injizierte Drüsen zu unterscheiden, ausserdem noch eine Reihe von nichtinjizierten, zum Teil sehr kleinen Drüschen. Die Drüsen stehen durch vertikalverlaufende, zarte Lymphgefässe in Verbindung; meist sind es drei Gefässchen. Unterwegs erhalten die Drüsen von der medialen Seite Zuflüsse aus der Schilddrüse und zwar drei aus der Seitenfläche derselben, und eins von unten. Die drei seitlichen schlingen sich vor ihrer Mündung hinter der Carotis herum. Das von unten stammende steigt erst ein wenig auf, bis es die Carotis erreicht, mündet auf deren Vorderfläche in eine kleine, zarte Drüse, von der eine Schleife nach abwärts zu einem zweiten zarten Drüschen abbiegt; erst von hier erfolgt Einmündung in die grosse Drüsenkette. Rechts sind die Verhältnisse fast genau gleich. Erwähnenswert ist nur, dass aus dem oberen Horn ein ganzes Netz von Gefässchen nach aufwärts steigt, bis es eine in der Mitte zwischen Ring- und Schildknorpel gelegene kleine Drüse erreicht. Von hier aus geht ein Zug von zarten Gefässchen in der Mittellinie aufwärts bis zu einem Drüschen unter dem Körper des Zungenbeines, von dort erfolgt Teilung in Gefässe nach rechts und links; ein anderer Zug von Gefässchen strebt schräg nach rechts und aufwärts dem Ansatz des Omohyoideus zu. Unten entspringen Gefässe, die an und unter die Thymus ziehen; rechts hinter der Thymus hat sich ein ziemlich starker Strang gefüllt, der wohl in den Ductus thor. dexter zieht.

Nr. VI. ♀ Fötus, etwa 5. Monat.

Sehr kleine Verhältnisse. Injektion nur links gelungen. Oben schlingt sich vor dem Ansatz des M. sternothyreoideus herum ein Gefäss, welches in eine der Lymphoglandulae cerv. prof. sup. übergeht. Oberhalb dieser Drüse liegen noch drei andere, gleichfalls injizierte Drüschen, welche von drei aus einem gemeinsamen Stamm kommenden Gefässchen gespeist werden; der gemeinsame Stamm kommt seinerseits wiederum aus der Schilddrüse, und zwar schlingt er sich hinter der Insertion des M. sternothyreoideus herum. Nach unten hin wird die Injektion der Lymphdrüsenkette geringer; verbindende Zweige zwischen den einzelnen Lymphknoten sind erkennbar.

Nr. VII. ♀ Fötus von 39 cm Körperlänge.

Injektion beiderseits gut gelungen. Auf beiden Seiten ist die Kette der Lymphoglandulae cerv. prof. sup. injiziert. Rechts steigt oben aus der Thyreoidea heraus ein Gefäss, welches sich vor dem Ansatz des M. sternothyr. zu der obersten und grössten der oberen tiefen Halsdrüsen begiebt. Im ganzen sind vier derartige Drüsen mit ihren Verbindungszweigen injiziert, einige nicht injizierte ausserdem sichtbar. Links sind am Sternothyr.-Ansatz gleichfalls Spuren transversal gerichteter Gefässe erkennbar. Vor und lateral von der Vena jugularis liegen vier injicierte Drüsen, von denen zwei durch je ein Gefäss gespeist werden, das aus einem gemeinsamen, von der Carotis herüberziehenden Schilddrüsenstämmchen hervorgeht. Ganz unten kreuzen das Bündel der grossen Halsgefässe und Nerven noch zwei transversale Lymphgefässe, die dem untersten Teil der Thyreoidea entstammen. Nach unten führen Lymphgefässe unter die Thymus; eine Drüse ist injiziert. Nach oben gehen nicht sehr deutliche Stränge in der Mittellinie des Kehlkopfs nach dem Zungenbeinkörper zu.

Nr. VIII. ♀ Fötus von 42 cm Körperlänge.

(Vergl. Taf. XXVIII/XXIX).

Die Figur zeigt rechts und links die Kette der Lymphoglandulae cerv. prof. sup. und inf., die teils untereinander, teils durch seitlich aus der Schilddrüse entspringende, hinter den Muskeln und vor dem Gefässbündel herumziehende Zweige mit dieser in Verbindung stehen. Nach unten ziehen aus der Spitze Gefässchen, die unter die Thymuslappen treten und hier in Drüschen einmünden, die in der Fossa jugularis am Thoraxeingang liegen. Oben entspringen eine Anzahl von Gefässen aus der Schilddrüse, die auf dem Kehlkopf in der Mitte emporsteigen, dann zum Teil hier nach beiden Seiten umbiegen und in die obersten tiefen Halsdrüsen münden, zum Teil aber noch bis zum Zungenbein in die Höhe steigen, und unter dessen Körper sich dann leicht seitwärts biegen, aber dann sich nicht weiter verfolgen lassen. Zwischen Schild- und Ringknorpel liegt ein Schaltdrüschen, welches den Mittelpunkt der auf dem Kehlkopf entstandenen Kreuzfigur ausmacht; ein anderes Schaltdrüschen liegt seitlich auf der linken Platte der Cart. thyr. Aus dem linken Horn steigt ferner ein dem vertikalen Schenkel des Kreuzes paralleles, mit ihm kommunizierendes Gefäss auf, welches an der Basis des Zungenbeines die Richtung nach links seitlich einschlägt.

Nr. IX. ♀ Fötus von 36 cm Körperlänge.

Links fünf linsengrosse injizierte Drüsen in der Kette der tiefen Cervikaldrüsen. Rechts steigt zunächst oben aus dem Isthmus ein Ge-

fäss in der Mitte des Kehlkopfes hinauf bis zur Incis. semilun. sup. des Schildknorpels; darauf wendet es sich nach rechts herum. Weiterer Verlauf unsicher. Unteres Lymphgebiet leider überschwemmt. -- Objekt schon durch Fäulnis stark geschädigt.

Typischer Befund beim Menschen.

Das Ursprungs- und Verbreitungsgebiet der Lymphgefässe der Schilddrüse zerfällt auch hier wieder in verschiedene Regionen, deren man mindestens zwei unterscheiden kann.

Die eine Region ist die der Lymphoglandulae cervicales profundae, superiores und inferiores. Sie nimmt alle Lymphgefässe auf, die nicht unten aus dem Isthmus und den anstossenden Teilen der Lobi laterales entspringen. Die tiefen Halslymphdrüsen bilden eine zusammenhängende Kette längs der Vena jug. int., die Lymphe fliesst ihnen zu von den bezeichneten Schilddrüsenteilen in Gefässen, die hinter den Zungenbein-Muskeln und vor der Carotis, bald vor bald hinter der Drosselader herumziehend, sich in sie einsenken. Hierzu rechne ich auch diejenigen Gefässe, die aus den obersten mittleren Teilen der Schilddrüse auf dem Kehlkopf nach oben bis unter das Zungenbein ziehen, etwa eingeschaltete Drüschen durchsetzen und sich dann längs des Zungenbeines nach lateralwärts wenden.

Das andere Lymphgebiet wird gebildet durch Gefässe und Drüsen, die in der Jugulargegend liegen und zum Teil (beim Kinde) durch die Thymuslappen bedeckt werden. Die Gefässe entspringen aus den unteren Teilen des Isthmus und der anstossenden Drüsensubstanz und verschwinden, wie ihre Drüsen, in der oberen Brustapertur unter den hier hervorragenden Lappen der Thymus.

Es hat nicht den Anschein, als ob die Lymphgefässe bei ihrem Verlaufe sich nach den Blutgefässen richteten.

Zusammenfassung.

Eine Vergleichung aller bei den Paarhufern, Nagetieren, Carnivoren und beim Menschen erhaltenen Befunde lehrt also:

1. Es besteht ein bestimmter, nur in Kleinigkeiten variabler Typus für jede Gruppe.

2. Ein willkürlicher Verlauf der Lymphgefässe nach dieser oder jener benachbarten Drüsengruppe besteht nicht.

3. Die Typen der verschiedenen untersuchten Säugetier-Ordnungen sind sich alle untereinander ausserordentlich ähnlich, sodass sich ein Gesamttypus (Punkt 4) erkennen lässt.

4. Die Lymphgebiete sind streng geschieden: Die oben aus der Schilddrüse entspringenden Gefässe verlaufen nach der oder den tiefen Halsdrüsen, die neben der V. jug. int. liegen (Lymphoglandulae cerv. prof. beim Menschen); die unten aus der Schilddrüse entspringenden Gefässe laufen in die Lymphdrüsen der Regio jugularis. (Nur beim Schwein ist diese scharfe Trennung auf den ersten Blick nicht gleich deutlich, aber doch erkennbar.)

5. Das Lymphgefässsystem verläuft unabhängig vom Blutgefässsystem; nur die scharfe Trennung des oberen und unteren Gebietes ist beiden gemeinsam (vgl. auch Hyrtl [6] S. 281 über die Gefässprovinzen der Schilddrüse).

6. Die Lymphgefässsysteme beider Schilddrüsenlappen sind dagegen nicht von einander unabhängig. Eine Kommunikation besteht einmal und vor allen Dingen im Isthmus, die bei den Katzen, auch bei Kaninchen, so ausgesprochen ist, dass sich die ganze Schilddrüse von einem Lappen aus injizieren lässt. Ferner aber werden zuweilen Kreuzungen beobachtet: ein der einen Körperseite angehörendes Gefäss zieht zur anderen

herüber und endet dort in den Drüsen[1]). Schliesslich bestehen Anastomosen der Systeme beider Seiten im Zuge der austretenden Lymphgefässe.

7. Eine die Funktion der Thyreoidea etwas aufklärende Beobachtung ergab sich aus der Darstellung des Verlaufes der Lymphgefässe nicht; die Schilddrüse steuert zum Lymphgefässsystem des Körpers in derselben Weise bei wie jedes andere Organ.

[1]) Kreuzungen der Lymphgefässe beider Körperhälften sind öfters beobachtet worden. Henle (4) schreibt S. 459: „Nach Sappey haben die Lymphgefässe der hinteren Fläche des Halses und des Rumpfes die merkwürdige Eigentümlichkeit, dass die der rechten Seite links von der Mittellinie und umgekehrt entspringen, die Gefässe beider Seiten einander also in der Mittellinie kreuzen.“ Gleich Bruhns (1), der etwas derartiges abbildet, sah ich eine Kreuzung der Lymphgefässe der äusseren weiblichen Scham; Dorendorf (2) bildet gleichfalls (Taf. 5) eine Kreuzung ab. Ich sah bei der Schilddrüse Kreuzungen in folgenden Fällen: Hund V; Katze IV, VIII, X; Mensch V.

Litteraturverzeichnis.

1. Bruhns, Über die Lymphgefässe der weiblichen Genitalien nebst einigen Bemerkungen über die Topographie der Leistendrüsen. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte 1898, S. 57.
2. Dorendorf, Über die Lymphgefässe und Lymphdrüsen der Lippe. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Physiol. Bd. 17. 1900.
3. Gerota, Zur Technik der Lymphgefässinjektion. Eine neue Injektionsmasse der Lymphgefässe. Polychrome Injektion. Anat. Anz. 1896. Bd. 12. S. 216.
4. Henle, Handbuch der Gefässlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1876.
5. Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Prag 1846.
6. — Handbuch der praktischen Zergliederungskunst. 1860.
7. Küttner, Über die Lymphgefässe der Zunge u. s. w. Beiträge zur klin. Chirurgie. Bd. 21, S. 732.
8. Leisering, Müller, Ellenberger, Handbuch der vergl. Anat. d. Haussäugetiere. Berlin 1890, 7. Aufl.
9. Mascagni, Istoria dei vasi linfatici. Traduzione italiana di Gianbattista Bellini. Firenze 1820. (Übersetzung von: Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. 1785.)
10. Merkel, Handbuch der topograph. Anatomie. Braunschweig 1893. Bd. 2, S. 68.
11. Most, Über die Lymphgefässe und Lymphdrüsen des Hodens. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1899. S. 113.
12. — Über die Lymphgefässe und Lymphdrüsen des Kehlkopfes. Anat. Anz. 1899. Bd. 15, Nr. 21, S. 387.
13. Peyser, Anatomische und klinische Untersuchungen über den Lymphapparat des Uterus. Inaug.-Diss. Breslau 1898. Zeitschr. f. Geburtshülfe und Gynäkologie Bd. 39.
14. Sappey, Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques considérés chez l'homme et les vertèbres. Paris 1885.
15. — Traité d'Anatomie. Paris 1888. Tome 2, p. 840.
16. Stahr, Die Zahl und Lage der submax. u. subment. Lymphdrüsen vom topogr. u. allg.-anat. Standpunkt. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1898. S. 444.
17. — Über den Lymphapparat des äusseren Ohres. Anat. Anz. 1899. Bd. 15, S. 381.
18. — Der Lymphapparat der Nieren. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1900. S. 41.
19. Walker, Über die Lymphgefässe der Prostata beim Hunde. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1899, S. 1.

Bemerkungen zu den Tafeln XXVIII/XXIX.

Es sind nur wirklich existierende Präparate dargestellt (keine Schemata, keine Ergänzungen), — sämtlich in natürlicher Grösse. Es bedeutet in allen Figuren

Thyr. = Thyreoidea.
Thym. = Thymus.
s. L. = seitliches Lymphgebiet.
u. L. = unteres Lymphgebiet.

Die genaue Beschreibung der einzelnen Figuren findet sich im Text an folgenden Stellen:

Ziege: S. 347; Nr. I.
Schwein: S. 353; Nr. VII.
Kaninchen: S. 357; Nr. V.
Hund: S. 363; Nr. IV.
Mensch: S. 374; Nr. VIII. (♀ Fötus von 42 cm Körperlänge.)

Für die Ausführung der Zeichnungen bin ich den Herren Ew. H. Rübsaamen und cand. med. Ansinn zu bestem Dank verpflichtet; von ersterem stammen die Zeichnungen der vier Tier-Präparate, von letzterem die Zeichnung des menschlichen Fötus.

Berichtigung.

Auf Seite 359 erste Zeile von unten lies statt S. 11 — S. 343.
Auf Seite 366 achte Zeile von unten lies statt S. 9 — S. 341.

Arbeit aus dem anatomischen Laboratorium der oto-laryngologischen Klinik (Prof. Siebenmann) in Basel.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

EMBRYONALE MEMBRANA TECTORIA

DES

MEERSCHWEINCHENS.

VON

OTTO RICKENBACHER,

BASEL.

Mit 18 Figuren auf den Tafeln XXX/XXXVII.

Über die Entstehung der Membrana tectoria stehen sich in der Hauptsache zwei Ansichten gegenüber. Nach der Auffassung der Einen ist die Membrana tectoria ein kutikulares Gebilde, welches als Ausscheidungspunkt fast sämtlicher Zellen des grossen Epithelialwulstes und des inneren Winkels des Ductus cochlearis zu betrachten ist. Andere lassen die Membrana tectoria einerseits aus den Haaren der Haarzellen, anderseits aus den Wimpern mutmasslicher Wimperzellen des Schneckenkanals entstehen.

Der Hauptvertreter und Begründer der ersteren Ansicht ist Koelliker, er ist auch derjenige, welcher sich zuerst und zwar schon im Jahre 1861 über die Natur der Membrana tectoria geäussert und die ersten embryologischen Studien gemacht hat. Koelliker beschreibt bei einem 8,4 cm langen Kalbsembryo die Cortische Membran als eine helle strukturlose Schicht, die dem grösseren Epithelialwulst dicht aufliegt, sich aber leicht isolieren lässt und von der Fläche gesehen als feinstreifige Membran erscheint.

Die Koellikersche Ansicht hat zahlreiche Anhänger gefunden wie: Hensen, Middendorp, Rosenberg, Winiwarter, Gottstein, Nuel, Retzius, Pritchard, Schwalbe. Auch Kuhn und Hasse, welche das Gehörorgan bei den niederen Wirbeltieren untersucht haben, betrachten übereinstimmend die Membrana Corti als Kutikularbildung.

Die andere Auffassung vertreten hauptsächlich Böttcher, Ayers sowie Czinner und Hammerschlag.

Ayers lässt die Membrana tectoria von deren äusserem Rande aus entstehen und zwar aus den Haaren der Haarzellen, welche miteinander zu einem langen cupulaähnlichen Gebilde verkleben, und sich erst später an ihrem definitiven Sitze festsetzen sollen unter gleichzeitigem Loslösen von ihrem Mutterboden des Cortischen Organes.

Czinner und Hammerschlag glauben dagegen, dass die Membran aus einer Reihe von Fasern entstehe, die sich an der inneren (axialen) Wand des Schneckenkanals befinden sollen. Die Untersuchungen von Czinner-Hammerschlag beziehen sich in der Hauptsache auf Meerschweinchenembryonen. Das Resultat derselben stimmte teilweise überein mit den Befunden, welche Prof. Siebenmann schon vorher an menschlichen Föten gemacht hatte. Indessen ergaben sich in verschiedener Beziehung doch etwas auffallende Differenzen; und da zudem das von Siebenmann untersuchte menschliche Material nach seiner eigenen Aussage nicht ganz einwandfrei war und verschiedene Deutungen zuliess, sah sich derselbe veranlasst, die Untersuchung über das embryonale Cortische Organ resp. Membrana tectoria an Hand von besser konserviertem Material noch einmal aufzunehmen.

Siebenmann hatte die Güte mir diese Aufgabe als Thema zu vorliegender Arbeit zuzuweisen. Was das Material zu meinen Untersuchungen anbelangt, suchte ich mich möglichst an diejenigen Stadien von Meerschweinchenembryonen zu halten, wie sie Czinner-Hammerschlag als Grundlage ihrer Untersuchungen gedient haben, ohne jedoch zufällig erhaltene jüngere und ältere Entwickelungsstufen von der Untersuchung auszuschliessen.

Es sind folgende Stadien von mir untersucht worden: Embryonen von 1,2 cm, 1,8 cm, 2,7 cm, 4,1 cm, 5,5 cm Kopfsteiss-

länge, ferner neugeborene und ausgewachsene Meerschweinchen. Ich will hier gleich zufügen, dass ich zu meiner eigenen Kontrole immer ein Gehörorgan von mindestens zwei Individuen des gleichen Stadiums untersucht habe, sodass auf solche Weise erhaltene Resultate, soweit sie unter sich übereinstimmen, wohl als allgemein gültig zu betrachten sind.

Als Fixierungsflüssigkeit haben wir uns der Zenkerschen Lösung bedient. In diese Flüssigkeit wurden die Köpfe der Embryonen in toto hineingebracht, während bei den Neugeborenen und Erwachsenen die Schnecke frei präpariert wurde. Noch besser ist es, die Schnecke in physiologischer Kochsalzlösung sorgfältig an ihrer Spitze zu eröffnen. Das Verfahren der Fixation war folgendes. Die Objekte kamen noch lebenswarm in das mindestens zwanzigfache Volumen Zenkerscher Lösung und verbleiben dann bis zweimal 24 Stunden; dann wurden sie zwei Tage in fliessendem Wasser ausgewaschen, darauf je ein Tag in 50%, 70% und 96% Alkohol entwässert. Die Präparate, bei welchen schon Verknöcherung aufgetreten war, wurden, bevor sie in Alkohol verbracht wurden, in 5% wässriger Salpetersäure entkalkt, darauf in fliessendem Wasser solange ausgewaschen, bis blaues Lakmuspapier nicht mehr gerötet wurde. Nachher wurden sie durch die schon bekannte Alkoholreihe von steigender Konzentration hindurchgebracht. Dem Alkohol von 50% resp. 70% wurden jeweilen einige Tropfen Jodtinktur beigefügt, um das spätere Auftreten von Quecksilberniederschlägen zu vermeiden. Aus dem Alkohol absol. kamen die Objekte ein Tag in ein Gemisch von gleichen Teilen Alkohol und Äther, darauf 2—3 Tage in dünnes Celloidin und ebensolang in dickes Celloidin. Die Celloidinschnitte wurden mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt nach bekanntem Verfahren.

Czinner und Hammerschlag haben mit Recht darauf hingewiesen, dass die Entwickelung der Schnecke und mit ihr

die des Corti schen Organes von der Basis gegen die Spitze hin fortschreitet, sodass man in gewissen Fntwickelungsstadien an ein und demselben Präparate die Cortische Membran in verschiedenen Phasen der Entwickelung beobachten kann. Durch dieses stufenweise Fortschreiten der Entwickelung, welches wir durchaus bestätigen können, ist es auch thatsächlich möglich, dass man das gleiche Bild, das man in einem den frühen Stadien entsprechenden Präparat z. B. in der Basalwindung beobachtet hat, in einem etwas späteren Stadium weiter oben in der zweiten oder dritten Windung wiedererkennen kann.

1. Embryonen von 1,2 cm. Kopfsteisslänge.

Die frühesten Stadien, die wir untersucht haben, waren Embryonen von 1,2 cm Länge. Die Schnecke besitzt entsprechend den drei Querschnitten des Ductus cochlearis 1 1/2 Windungen. Der Schneckenkanal erscheint ganz flachgedrückt. Das Epithel weist noch keinerlei Differenzierung auf, es besteht aus hohen, schmalen, radiärgestellten Cylinderzellen. Das Lumen ist eng und schlitzförmig und enthält körnige und feinfaserige Elemente, welche sich schwach oder gar nicht färben und welche als Gerinnungsprodukte der Endolymphe aufzufassen sind.

2. Embryonen von 1,8 cm Länge.

Beim 1,8 cm langen Meerschweinchenembryo beschreibt der Schneckenkanal zwei vollständige Windungen. In diesem Stadium beginnt sich die vorknorpelige Schneckenkapsel zu differenzieren, indem ihre Zellen dichter zusammentreten. Auch in der Färbung ist ein Unterschied vorhanden; die Zellen der Schneckenkapsel färben sich viel intensiver blau mit Hämatoxylin als das übrige Gewebe.

Der Schneckenkanal ist nicht nur in die Länge gewachsen, sondern auch sein Querschnitt hat an Umfang gewonnen. Das Lumen ist nicht mehr so eng und schlitzförmig, sondern zeigt eine mehr rundlich-ovale Gestalt. Das Epithel hat bedeutend an Dicke zugenommen, hauptsächlich in der Gegend der unteren Windung. Es liegen hier mehrere Schichten von Zellkernen übereinander, was auf eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen schliessen lässt.

Baginsky, der ebenfalls so frühe Stadien untersucht hatte, beobachtete an Kaninchenembryonen von 0,5 bis 2 cm Länge in den Wandelementen des Ductus cochlearis eine sehr reichliche Karyokinese nnd zwar spielt sich der Teilungsvorgang ausschliesslich in einer Zellschicht ab, nämlich in derjenigen, welche dem Hohlraum des Ductus cochlearis zunächst liegt, also in der innersten Zellenschicht, welche er deshalb als Proliferationsschicht bezeichnet. Die Karyokinesen sollen sich in der ganzen Cirkumferenz des Schneckenkanals zeigen, sowohl an der späteren unteren Wand, welche zum grossen und kleinen Epithelialwulst auswächst, wie auch an der gegenüberliegenden dünneren Wand. Diese Vorgänge der Kernteilung konnten auch wir beobachten, in den Präparaten, welche von Embryonen von 1,2, 1,8 und 2,7 cm Länge stammen und hier besonders an der inneren und unteren Wand. Die Karyokinesen entsprechen denjenigen Kernen, welche der Oberfläche am nächsten liegen, und welche gleichsam aus der tieferen regelmässig gelegenen Kernschicht, unregelmässig und isoliert hervorspringen. Meistens aber liegt gegen das Lumen zu eine helle, kernlose Zone, wo die Zellkonuren deutlich sichtbar sind. Ein Kutikularsaum, wie er in den späteren Stadien vorkommt, ist nirgends, selbst nicht in der Basalwindung, vorhanden, sondern jede Zelle grenzt direkt an den Hohlraum.

3. Embryonen von 2,7 cm Länge.

Ein bedeutender Fortschritt in der Entwickelung der Schnecke zeigt sich beim 2,7 cm langen Embryo. In diesem Stadium sind drei Windungen vorhanden. Zwischen jeder Windung zieht von der knorpeligen Schneckenkapsel gegen die Achse zu eine Scheidewand oder Dissepiment. (Taf. XXX/XXXI, Fig. 1—4.)

In der Basalwindung (Fig. 2), wo die Entwickelung, wie bereits bemerkt, am weitesten fortgeschritten ist, beginnt die Bildung der Skalen durch Resorption des embryonalen Bindegewebes, und zwar geht die Bildung der Scala vestibuli derjenigen der Scala tympani voraus.

Das Epithel der unteren Wand des Schneckenkanals zeigt in der Basalwindung die Differenzierung in den grossen und kleinen Epithelialwulst. Die Dicke des grossen Epithelialwulstes beträgt das Doppelte von der des kleinen. Die Zellkerne nehmen ungefähr zwei Drittel von der Höhe der Epithelzellen ein und sind im grossen Epithelialwulst in 4—6facher, im kleinen Epithelialwulst in dreifacher Lage vorhanden. Nach innen geht der grosse Epithelialwulst ohne scharfe Grenze in das Epithel des inneren Winkels über. Zwischen beiden Epithelialwülsten findet sich eine flache Einsenkung an der Oberfläche. Deutlicher ist die Scheidung in den tieferen Schichten ausgesprochen, weil die Zellkerngruppen beider Wülste eine fast kernlose Stelle zwischen sich lassen.

Über den grossen Epithelialwulst zieht, demselben überall dicht anliegend, in halber Höhe der inneren, axialen Wand beginnend, ein dünnes, homogenes Häutchen, das über dem inneren unteren Winkel seine grösste Dicke aufweist, sich weiter nach aussen allmählich verdünnt und bis zur Einsenkung zwischen beiden Epithelialwülsten reicht. Gegen das Lumen zu ist die Membran scharf konturiert und

in der oberflächlichen Lage durch Hämatoxylin etwas dunkler gefärbt als in der dem Epithel direkt aufliegenden Schicht. Wimpern oder ähnliche Gebilde konnten wir in keinem Präparate auch nicht mit der stärksten Vergrösserung beobachten.

Die zweite Windung (Fig. 3) zeigt den Anfang der Differenzierung in der grossen und kleinen Epithelialwulst. Diese kommt wieder mehr in der Gruppierung der Kerne zum Ausdruck als in der Form und Oberflächengestaltung des Epithels. Die Membrana tectoria präsentiert sich als ganz schmaler heller Saum, von der gleichen Ausdehnung wie in der Basalwindung.

In der Spitzenverbindung (Fig. 4) fällt das massenhafte Auftreten von Zellkernen auf, namentlich in der unteren Wandung und im inneren Winkel. Von einer Scheidung in grossen und kleinen Epithelialwulst ist noch nichts zu sehen, ebenso fehlt noch jede Anlage der Membrana tectoria. Die Spitzenwindung des 2,7 cm langen Embryos zeigt also fast genau das gleiche Bild, wie wir es vorhin in der Basalwindung des 1,8 cm langen Embryos gesehen haben.

4. Embryonen von 4,1 cm Länge.

Beim 4,1 cm langen Embryo (Taf. XXXI/XXXIII, Fig. 5—10) hat die Schnecke ihre vollzähligen vier Windungen vollendet. Die Scala vestibuli ist bis zur dritten Windung ausgebildet, während die Scala tympani in ihrer Entwickelung um eine ganze Windung zurückgeblieben ist. Derjenige Teil der Schnecke, welcher sich später zur Spindel ausbildet, ist von embryonalem Bindegewebe erfüllt, welches nur an einzelnen Stellen von Nervenganglienhaufen, Nervenfaserzügen und von Gefässen unterbrochen ist. Das Os sphenoidale ist bereits in Verknöcherung begriffen, während die Schnecke noch eine dicke knorpelige Kapsel besitzt.

Was die Färbung der Präparate anbelangt, möchte ich hier erwähnen, dass es mir bei einem der Embryonen dieses Stadiums zufällig gelungen ist, durch Anwendung einer stark verdünnten Hämatoxylinlösung die Membrana tectoria im Gegensatz zu den übrigen hellrosa gefärbten Gebilden des Ductus cochlearis intensiv blau zu färben. Die Färbung nimmt von der Spitzenwindung nach der Basalwindung an Intensität zu. Woran es aber liegt, dass diese Differenzierung der Färbung nur bei einer Schnittserie zustande gekommen ist und nicht auch bei den anderen Serien desselben Stadiums, konnte ich nicht eruieren.

In der Basalwindung (Fig. 6) zeigen sich folgende Verhältnisse: Der grosse Epithelialwulst fängt an sich zurückzubilden und tritt immer mehr zurück gegenüber dem sich jetzt kräftig entwickelnden kleinen Epithelialwulst. An der axialen Seite des Ductus cochlearis stellt sich eine starke Verdichtung des mesodermalen Gewebes ein, welche allmählich gegen die Basis des Schneckenkanals vordringt und einen Teil des Epithels nach dem Ausspruche Boettchers „auf seinen Rücken nimmt", und einen anderen Teil des Epithels vor sich herschiebt. In der Weise entsteht nach innen die Anlage der Crista spiralis, nach aussen der Sulcus spiralis internus, der jedoch erst nach dem Schwunde des grossen Epithelialwulstes seine prägnante Form erhält.

Aus dem kleinen Epithelialwulst haben sich bereits die innere Haarzelle, die beiden Pfeilzellen, die drei äusseren Haarzellen und nach aussen die Hensenschen Stützzellen herausgebildet. Die beiden Pfeilerzellen sind im Gegensatz zu den Haarzellen unter sich undeutlich abgegrenzt und schliessen in der Mitte eine helle Partie ein, die mehr wie ein artifizieller Defekt in Protoplasma sich ausnimmt als wie die Anlage des Cortischen Tunnelrams. Am Fusse der Pfeilzellen befinden sich dicht über der Basalmembran die Zellkerne. Unter dem Tunnel liegen in

der Basalmembran, dem Epithel dicht anliegend ein, manchmal zwei Querschnitte des Vas spirale.

Durch die dreieckige Gestalt der Pfeilerzellen erhält die innere Haarzelle eine starke Neigung nach aussen, und erweckt durch ihre isolierte Stellung die Meinung, als ob sie sich nicht wie die übrigen Gebilde des Cortischen Organs aus dem kleinen Epithelialwulst herausdifferenziert habe, sondern wie Czinner und Hammerschlag irrtümlicherweise annehmen, sich aus dem grossen Epithelialwulst entwickle. Wir haben schon im Abschnitte über das vorige Stadium darauf hingewiesen, dass die Grenze zwischen beiden Epithelialwülsten mehr in der Gruppierung ihrer Zellkerne als an der Oberflächengestaltung des Epithels zum Ausdruck komme. Diese Erscheinung treffen wir auch in diesem Stadium wieder. Zwischen dem Kern der inneren Haarzelle und der Zellkerngruppe des grossen Epithelialwulstes befindet sich eine ziemlich breite, fast kernlose Stelle. Die Einsenkung zwischen Crista spiralis und dem Cortischen Organ ist gewölbartig überdacht von der Membrana tectoria, welche sich hier von der Unterlage losgelöst hat. Es sind auf allen Präparaten feine abgerissene Fasern und grössere Fetzen an der Unterseite der Membran sichtbar, welche auf eine ursprünglich feste Verbindung der Membrana tectoria mit ihrer Unterlage schliessen lassen.

Über die Art und Weise der Loslösung lassen sich nur Vermutungen aufstellen, die mehr oder weniger glaubwürdig erscheinen. Jedenfalls ist die Ursache zu suchen in dem ungleichen Flächenwachstum der Cortischen Membran einerseits und des grossen Epithelialwulstes anderseits. Denn letzteres überwiegt das erstere wesentlich. Durch das Höherwerden der Crista spiralis und das Einsinken des Sulcus spiralis nimmt die Oberfläche des grossen Epithelialwulstes an Umfang rasch derart zu, dass ihr die starre, langsamer als ihre Unterlage wachsende Deckmembran nicht mehr folgen kann. Dadurch ist

sie gezwungen, nach Art einer über einen Kreisbogen gespannten Sehne sich von der Unterlage abzuheben, und zwar geschieht die Ablösung zuerst an der von den Endpunkten entferntesten Stelle. Auf unseren Fall übertragen sind die beiden fixen Endpunkte einerseits die Crista spiralis, anderseits die Kuppel des grossen Epithelialwulstes. Die von beiden Punkten entfernteste Stelle ist der Sulcus spiralis; hier findet nun auch in der That die Ablösung zuerst statt. — Dazu kommt noch der Umstand, dass die Zellköpfe des grossen Epithelialwulstes sich in der oberflächlichen Lage verflüssigen und dadurch die Loslösung von der sie bedeckenden Kutikularmembran begünstigen. Soweit lässt sich einigermassen erklären, dass die Membrana tectoria quer über den Sulcus hinübergespannt ist, wie wir sie in den oberen Windungen antreffen. Wir haben aber gesehen, dass sie wenigstens in der Basalwindung eine Konvexität vestibularwärts aufweist. Diese Erscheinung lässt sich nur dadurch erklären, dass das Epithel des Sulcus spiralis und des übrigen Teils des grossen Epithelialwulstes noch weiterhin die Fähigkeit besitzt, zu secernieren. Dieses Sekretionsprodukt unterscheidet sich zwar sehr wesentlich von dem der früheren Stadien, welche die M. tectoria geliefert haben. Es unterscheidet sich mikroskopisch gar nicht von der Endolymphe, welche das übrige Lumen des Ductus cochlearis erfüllt. Durch die konstante Produktion dieser Flüssigkeit in einem Raume, der, wie wir gesehen haben, ringsum abgeschlossen ist, entsteht allmählich eine solche Spannung, dass die Membran blasenartig ausgebuchtet wird und zum Schluss zum vollständigen Abheben der Membran führt mit Ausnahme derjenigen Partie, welche der Lamina vestibularis der Crista spiralis aufliegt.

Die Membrana tectoria ist scharf konturiert, auffallend blau gefärbt und dadurch schon von allen anderen Gebilden ausgezeichnet. Sie ist relativ noch sehr dünn.

Über der Membrana reticularis liegt eine dicke, feinkörnige, blassrosafarbene Schicht, deren Oberfläche scharf abgegrenzt ist,

und welche entsprechend den Köpfen der Haarzellen in vertikaler Richtung je einen dunkler gefärbten, nach oben zugespitzten Streifen zeigt. Die blassrote Schicht überlagert nach innen zu eine kurze Strecke noch den äusseren, später freien, jetzt aber bis zum Kopf der inneren Haarzelle dem Epithel fest anliegenden Rand der Membrana tectoria und füllt damit jene Mulde aus, welche die Membrana reticularis bildet zwischen der inneren und den äusseren Haarzellen.

Die Membrana reticularis selbst zeigt über jeder Haarzelle eine kegelförmige Verdickung, durch welche je eine Wimper in die Deckschicht hineinragt. Die Wimpern sind im Gegensatz zu allen bisherigen Beobachtungen nur in der Einzahl vorhanden und in diesem Stadium noch so zart, dass sie nur mit Hülfe der homogenen Immersion gesehen werden können. Jede Wimper liegt genau im Centrum der oben erwähnten dunkler gefärbten Streifen und reicht beinahe bis an die Oberfläche der rötlich gefärbten Deckschicht. Nach aussen von den Haarzellen lässt sich diese Schicht als stark verdünntes, feingranuliertes Häutchen bis über das Hensensche Epithel hinaus verfolgen.

In der zweiten Windung (Fig. 7) liegen die Verhältnisse ganz ähnlich.

Die dritte Windung (Fig. 8) zeigt auf dem Querschnitt einen niedrigeren Grad der Entwickelung. Die Haarzellen haben sich zwar bereits differenziert und tragen auf ihren Köpfen ganz kurze Wimpern; darüber zieht ein glänzendes, blassrosagefärbtes Häutchen, das nichts anderes ist als das Anfangsstadium der vorerwähnten Deckschicht. Die Membrana tectoria liegt, horizontal über den Sulcus spiralis internus ausgespannt, bis fast zu ihrer halben Länge dem grossen Epithelialwulst fest auf.

Das untere Ende der vierten Windung (Fig. 9) zeigt die Differenzierung in den grossen und kleinen Epithelialwulst; letzterer hat sich schon zur gleichen Mächtigkeit entfaltet wie

der grosse. Aus der Konstellation der Zellkerne lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit vorausbestimmen, welche Zellen sich zu den Haarzellen entwickeln werden. Die Membrana tectoria liegt als halbmondförmiges Gebilde auf dem grossen Epithelialwulst. Nach aussen davon befinden sich auf dem Epithel des Schneckenkanals bis zur lateralen Wandung eigentümliche, kugelige blassgefärbte Gebilde von unbekannter Provenienz (ausgetretenes Zellprotoplasma?).

Das Spitzenende der vierten Windung (Fig. 10) stellt ein einfaches ovales Epithelrohr dar mit mehreren Zellschichten an der unteren Wandung des Schneckenkanals, ohne Andeutung einer Anlage der Membrana tectoria.

5. Embryonen von 5,5 cm Länge.

Beim 5,5 cm langen Embryo (Taf. XXXIV/XXXV, Fig. 11 bis 14) ist die Entwickelung etwas weiter gediehen. Das Os sphenoidale ist in seinem Körper vollständig verknöchert, während die Schnecke noch ihre knorpelige Kapsel besitzt. Die Bildung eines freien Skalenlumens ist bis gegen die Spitze zu fortgeschritten.

Mehr interessiert uns das Schicksal der Gebilde im Innern des Ductus cochlearis. In der Basalwindung (Fig. 11) überzieht die radiär feingestreifte M. tectoria als dünnes Häutchen die Lamina spiralis und ist als schmaler Kutikularsaum bis zur axialen Ansatzstelle der Reissnerschen Membran zu verfolgen. Gegen das Labium vestibulare nimmt sie allmählich an Dicke zu, um über dem Sulcus spiralis int. das grösste Dickenmass aufzuweisen. Im Verlaufe über den nunmehr relativ niedriger gewordenen grossen Epithelwulst verdünnt sie sich ziemlich rasch. Die Form ihres Durchschnitts in radiärer Richtung gleicht also im ganzen einer Spindel mit vestibularwärts leicht konvexer

Krümmung. Wie wir schon im vorigen Stadium gesehen haben, hört die eigentliche M. tectoria unmittelbar vor der inneren Haarzelle auf. Als Fortsetzung der M. tectoria nach aussen kommt jetzt eine dünne accessorische Haut in Betracht, deren Entstehen Schritt für Schritt aus jener blassrosafarbenen, feinkörnigen Masse beobachtet werden kann, die wir schon beim Embryo von 4,1 cm gesehen und dort als Deckschicht bezeichnet haben.

Es findet nämlich eine an bestimmten Stellen lokalisierte Verdichtung dieser Masse statt, so an ihrer oberflächlichen Schicht, ferner an jenem Teil, welcher der äussersten Partie der M. tectoria aufgelagert ist, und endlich an den Wimpern der Haarzellen. Als Ausdruck dieser letzteren Erscheinung sind jene vier dunkelgefärbten Streifen aufzufassen, welche von der Oberfläche der Deckschicht zu den Köpfen der Haarzellen herabziehen. Durch Verdichtung hat sich jene feinkörnige Masse in ein Gewebe umgewandelt, das nicht mehr von der Membrana tectoria, die sich nun von der Oberfläche des grossen Epithelwulstes vollständig losgelöst hat, abgrenzen lässt, sondern jetzt vereint mit ihr ein einheitliches Gebilde darstellt. Der Verlauf dieser accessorischen Partie ist ziemlich parallel der Oberfläche des Epithels. Über dem Cortischen Organ zweigen in den meisten Präparaten vier starke Faserbündel steil nach unten ab und heften sich an die Köpfe der Haarzellen. Diese Thatsachen haben schon früher Boettcher und in jüngster Zeit Czinner-Hammerschlag beobachtet; Retzius dagegen lässt die Faserbündel an den Endplatten der Deitersschen Zellen endigen; eine Beobachtung, welche offenbar eine irrige ist, da ja auch die Hörhaare, wie er sie geschildert hat, sowie die Stäbchen von Czinner-Hammerschlag nichts anderes sind als die basalen Stümpfe der erwähnten Faserbündel, während die eigentliche Wimper, die im Innern dieser Fasern steckt, ihrer Beobach-

tung entgangen ist, weil sie nur bei sehr starker Vergrösserung sichtbar wird. Zwischen diesen Faserbündeln liegen unter sich kommunizierende Hohlräume, in denen eine mit der Endolymphe wohl identische Flüssigkeit cirkuliert. Nach aussen vom Cortischen Organ setzt sich die aus der Deckschicht entsandene Membran stark verdünnt auf das Hensenschen Epithel fort und verliert sich allmählich. Figur 15, Taf. XXXVII, welche nach der Natur gezeichnetst, veranschaulicht diese Verhältnisse aufs beste.

Nur in gewissen Fällen kommt diese Partie der M. tect. als ein von der epithelialen Unterlage losgelöstes Häutchen oder Strang zur Beobachtung. In einzelnen Präparaten scheint nämlich die im Querschnitt getroffene Membrana tectoria sich nach aussen fadenförmig zu verdünnen und in gestreckter Richtung über das Cortische Organ hinweg sich an der äusseren Wandung des Schneckenkanals zu inserieren, Befunde, wie sie Boettcher, Löwenberg, Henle und Dupuis erwähnt haben. Bei näherer Betrachtung ergiebt sich aber, dass es sich hier höchst wahrscheinlich um Kunstprodukte handelt, hervorgebracht durch Schrumpfung der Cortischen Membran infolge der Einwirkung der Fixationsflüssigkeit. Dabei reisst sie dann an einer schwächeren Anheftungsstelle direkt ab, oder wenn die Insertionsstelle nachgiebig ist, zieht sie diese so weit nach sich, bis jede Spannung aufhört. Diese beiden Vorgänge kann man oft an etwas mangelhaft konservierten Präparaten beobachten. Figur 12 ist nach der Natur gezeichnet und stellt ein Präparat der zweiten Windung dar, in welchem beide Eventualitäten kombiniert sind. Einerseits sind die Verbindungen zwischen der M. tectoria und dem Cortischen Organ zerrissen, anderseits hat sich der Kutikularsaum, der das Hensensche und Claudiussche Epithel überzieht, bis an die laterale Wandung des Schneckenkanals hinauf von seiner Unterlage losgelöst. Auf diese Weise kommen solche Bilder zustande, wie sie hauptsächlich Löwenberg ge-

schildert hat. Dass die M. tectoria in diesen Stadien wirklich elastisch ist, geht daraus hervor, dass solche kontrahierte Membranen dicker und plumper sind als die in situ erhaltenen.

Die Oberfläche der M. tectoria und ihrer accessorischen Partie ist ganz glatt und scharf konturiert, während die untere Seite ein unregelmässiges zackiges Aussehen bietet. Die Prominenzen an der Unterfläche des Membran korrespondieren mit Defekten des darunterliegenden Epithels. Nach Kuhn sind es nichts anderes als abgerissene Zellköpfe.

Der Raum zwischen Membrana tectoria und dem Epithel ist mit einem unregelmässigen feinfaserigen Netzwerk ausgefüllt, in welches wieder körnige Elemente eingestreut sind. Diese faserigen und körnigen Gebilde sind als das Produkt der späteren Sekretion resp. des Zerfalls der Epithelzellen des grossen Epithelialwulstes aufzufassen; denn dass die Zellen jetzt noch secernieren, scheint schon daraus hervorzugehen, dass die Deckmembran immer noch an Dicke zunimmt. Dieses Dickenwachstum geht ausschliesslich an der Unterfläche vor sich durch Apposition immer neuer Schichten (Hasse).

Die zweite Windung bildet fast das nämliche Bild, wie die Basalwindung. Die Membrana tectoria ist etwas schlanker und liegt gegen ihr Ende zu der Kuppe des grossen Epithelwulstes lose auf, während das äusserste Ende nicht mehr mit dem Epithel im Zusammenhang steht, sondern bereits mit der Deckschicht in Verbindung getreten ist. Zwischen den vertikal absteigenden Fasern befinden sich noch Reste von dieser rosafarbenen feinkörnigen Masse.

Von den Cortischen Pfeilerzellen sind in diesem Stadium beide sichtbar, hauptsächlich in der Basalwindung; der äussere scheint jedoch besser differenziert zu sein als der innere. Auch die Anlage des Tunnelraumes zwischen beiden Zellen ist besser entwickelt als im vorigen Stadium.

Von der dritten Windung (Fig. 13) an aufwärts kehren die Verhältnisse wieder, wie wir sie beim Embryo von 4,1 cm beobachtet haben. Die Deckmembran liegt gegen ihr Ende zu dem Epithel fest auf. Die accessorische Partie erscheint als körnige Masse, die dem Corti schen Organ aufliegt. Die Wimpern der Haarzellen ragen frei in diese Masse hinein.

In der unteren Hälfte der vierten Windung ist die Membrana tectoria in ihrer grössten Ausdehnung dem grossen Epithelwulst aufgelagert; ein Zwischenraum ist ausser über dem Sulcus internus nur selten noch vorhanden. Die Deckschicht tritt als ganz dünne körnige Schicht auf, die sich sowohl ein Stück weit nach innen auf die M. tectoria als nach aussen auf das Hensensche Epithel fortsetzt. Die Haarzellen tragen je eine kurze und feine Wimper, die bis an die Oberfläche der dünnen Schicht reichen, ohne jedoch über dieselbe hinauszuragen. Die Pfeilerzellen präsentieren sich im Gegensatz zu den scharf konturierten Haarzellen nur als blasse undifferenzierte Protoplasmamassen mit verschwommenen Umrissen.

Auch das Ende der Spitzenwindung (Fig. 14) zeigt die Differenzierung des Epithels in grossen und kleinen Epithelialwulst. Die M. tectoria bedeckt wie in der Basalwindung des Embryo von 2,7 cm Länge als halbmondförmiges Gebilde den untern inneren Winkel des Schneckenkanals und den grossen Epithelialwulst bis zum Beginn des kleinen Epithelialwulstes. Das Cortische Organ hat sich noch nicht entwickelt.

6. **Das neugeborene Meerschweinchen** (Taf. XXXVI, Fig. 16).

Die Schnecke des neugeborenen Meerschweinchens zeigt schon Verhältnisse, wie sie denen der fertigen Schnecke beim ausgewachsenen Tier nicht unähnlich sind. Die Schneckenkapsel und der Modiolus sind vollständig verknöchert. Beide sind durch

knöcherne Dissepimente verbunden, welche die einzelnen Windungen von einander scheiden.

Die Skalen sind vollständig ausgebildet; dadurch erhalten einerseits die Membrana Reissneri, anderseits die Membrana basilaris ihre endgültige Gestalt. Das Vas spirale ist noch in allen Windungen anzutreffen, aber in Rückbildung begriffen, was sich daran erkennen lässt, dass die Gefässwandung auf Kosten des Lumens an Dicke zunimmt.

Die einzelnen Windungen weisen nunmehr einen so geringen Unterschied in der Entwickelung auf, dass man ihn vollständig vernachlässigen kann. Grösser ist der Unterschied der Dimensionen der einzelnen Gebilde des Ductus cochlearis in den verschiedenen Windungen, wie schon Retzius bei der Katze darauf aufmerksam gemacht hat. Diese Verschiedenheiten lassen sich im allgemeinen dahin ausdrücken, dass in der Basalwindung alle Teile kleiner sind. Die einzige Ausnahme macht die Lamina spiralis ossea mit dem Limbus, welcher gerade in der Basalwindung am dicksten, in der Mittelwindung weniger dick und in der Spitzenwindung am dünnsten ist. Infolgedessen senkt sich die in der Weise höher gestellte Membrana tectoria in der Basalwindung nach aussen unten, während sie in den anderen Windungen nach aussen oben ansteigt. Die Deckmembran ist in der Basalwindung auch etwas schmaler und dünner, besonders am freien Rand, welcher mehr zugespitzt ist. Während der untere Teil der Spitzenwindung mit dem oberen Teil der Mittelwindung stark übereinstimmt, verändern sich die Verhältnisse gegen das Ende der Spitzenwindung. Alle Teile des Schneckenkanals werden niedriger und dünner. Die M. tectoria wird gegen das Ende der Papille hin immer dünner und legt sich zuletzt als ganz verdünnte Schicht über das sich am Ende der Papille nach der Schneckenspitze hin fortsetzende Epithel, an welchem sie sich anheftet.

Diese Beobachtungen, die Retzius an der Katze gemacht hat, stimmen im ganzen überein mit den Verhältnissen, wie wir sie beim Meerschweinchen treffen.

Nachdem nun die hauptsächlichsten Differenzen der einzelnen Windungen in Betracht gezogen wurden, möchte ich mich bei der näheren Beschreibung des Schneckenkanals der Einfachheit halber ausschliesslich an die mittlere Windung halten, welche auch Retzius als Norm betrachtet.

Fig. 16 stellt den oberen Teil der zweiten Windung dar. Bei der Betrachtung dieses Querschnittes fällt es gleich auf dass die M. tectoria ganz frei über dem Cortischen Organ liegt. Von faserigen Verbindungen zwischen diesen beiden ist in keinem Präparate etwas zu sehen. Die obere und untere Fläche der Membran ist ganz glatt; ihr äusserer Rand ist abgerundet und etwas aufgewulstet. Die Membran hat bedeutend an Dicke gewonnen. Diese Erscheinung ist jedoch zum Teil als Kunstprodukt aufzufassen, da die Salpetersäure nach den Angaben zahlreicher Autoren die Deckmembran zum Aufquellen bringt und so eine übermässige Dicke vortäuscht.

Auf welche Art und Weise jene vier Streifen, welche beim Embryo von 5,5 cm von der Unterfläche der Cortischen Membran zu den Köpfen der Haarzellen herabzogen, verschwunden sind, ist noch nicht aufgeklärt; denn ich hatte das Glück nicht, die Zwischenstadien von Embryonen über 5,5 cm zur Untersuchung zu bekommen. Diese allein könnten uns über diesen fraglichen Punkt in erwünschter Weise Aufschluss geben. Jedenfalls verflüssigen sie mit Ausnahme der centralgelegenen, persistierenden Wimper.

Das Cortische Organ zerfällt durch den Tunnel in zwei ungleiche Teile. Der kleinere innere Teil enthält die innere Haarzelle und den Rest des grossen Epithelialwulstes, welcher als innere Stützzellen den Übergang bildet zum kubischen Epithel des Sulcus spiralis.

Der grössere äussere Teil enthält die drei äusseren Haarzellen, darunter liegend die Deitersschen Zellen, nach aussen die Hensenschen Stützzellen und die kubischen Zellen des Claudiusschen Epithels.

Das Verbindungsglied beider Teile sind die leicht S förmig gebogenen Cortischen Pfeiler. Diese sind gut entwickelt und von der Umgebung scharf differenziert. Der äussere Pfeiler ist etwas länger, sodass der Tunnelraum ein ungleichschenkliges Dreieck darstellt. Die Pfeiler stehen direkt auf der Membrana basilaris und sind nach dem Tunnel zu scharf von dem kernhaltigen protoplasmatischen Rest der Pfeilerzellen abgegrenzt. Diese Überbleibsel der Pfeilerzellen figurieren von nun an als Bodenzellen des Cortischen Tunnels. Oben zeigt der äussere Pfeiler eine flache Vertiefung, in welche eine entsprechende Verdickung des inneren Pfeilers passt.

Den Abschluss des Cortischen Organs gegen das Lumen des Ductus cochlearis bildet die dunkelgefärbte und deutlich konturierte Membrana reticularis.

Während die kutikularen Gebilde wie M. tectoria, M. reti cularis und die Cortischen Pfeiler sich auszeichnen sowohl durch ihre dunklere Färbung, als durch ihre scharfen Grenzen, beginnt nun im Protoplasma des Neuroepithels ein Prozess der Verflüssigung und Vakuolenbildung, sodass die Grenzen der einzelnen Epithelzellen ganz verschwommen werden. Die Haarzellen sind die einzigen des Cortischen Organs, welche noch deutliche Konturen aufweisen, obwohl ihr Protoplasma ebenfalls den Prozess der Verflüssigung zeigt. Retzius hat die Beobachtung gemacht, dass die Haarzellen von einer feinen strukturlosen Hautschicht, einer Art Membran versehen seien. Dadurch liesse sich auch erklären, dass die Haarzellen sich durch ihre deutliche Konturierung auszeichnen. In wie weit diese Beobachtung von Retzius richtig ist, können wir aus unseren Präparaten nicht entscheiden.

Über der Membrana reticularis ragen die Wimpern der Haarzellen frei in das Lumen des Ductus cochlearis hinein.

7. Das ausgewachsene Meerschweinchen.
(Taf. XXXVI/XXXVII, Fig. 17 u. 18).

Bei der Schnecke des ausgewachsenen Tieres hat der Prozess der Verflüssigung zur Bildung der Nuelschen Intercellularräume und des Leiterepithels geführt.

Auf dem Querschnitt durch die zweite Windung (Fig. 17) zeigt das Cortische Organ ungefähr folgendes Verhältnis. Die inneren wie die äusseren Haarzellen erscheinen auf ihrer linken wie rechten Seite ganz isoliert. Oben sind sie mit ihren Köpfen in die Membrana reticularis eingefügt, während sie unten durch die Deitersschen Zellen in ihrer Lage erhalten werden. Durch diese leitersprossenartige Anordnung hat das Epithel den Namen des Leiterepithels (His) erhalten. Die einzelne Haarzelle zeigt jetzt mehr eine flaschenförmige Gestalt mit langem cylindrischen Hals und rundlich ausgebuchtetem basalen Stück, das im Innern den grossen Kern birgt. Das cylindrische Stück ist etwas dunkler gefärbt als der basale Teil; wahrscheinlich hat in der ringsum isolierten Partie der Zelle eine Verdichtung des Gewebes stattgefunden, was sich eben darin äussert, dass sich letzteres mit Hämatoxylin dunkler färbt.

Eine Art von Intercellularräumen bildet sich ebenfalls zwischen den Deitersschen Zellen; es sind meistens Hohlräume von unregelmässiger Gestalt und unbestimmter Lage.

Die beiden Pfeiler des Cortischen Bogens erscheinen im ganzen etwas schlanker als beim Neugeborenen. Der innere Pfeiler zeigt an der Stelle, wo die obere Nervenfaser den Tunnelraum durchquert, eine knieförmige Knickung. An der Abgangsstelle der Nervenfaser findet sich ein Klümpchen Protoplasma. Eine weitere Nervenfaser geht ungefähr in der Höhe des Kerns

der inneren Bodenzelle ab, ebenfalls markiert durch einen kleinen Rest protoplasmatischen Gewebes. Sie verläuft von der obigen etwas divergierend bis zum äusseren Pfeiler. Die Fortsetzung dieser Nervenfasern zu den Haarzellen konnte bei unseren Präparaten nicht beobachtet werden.

Von der Cortischen Membran ist nichts besonders zu bemerken; sie zeigt ungefähr dasselbe Verhalten wie beim Neugeborenen. Man findet sie in den verschiedensten Stellungen von der normalen horizontalen bis zur vertikalen, so dass sie zuweilen mit ihrem äusseren Rande die Membrana Reissneri berührt.

Figur 18 zeigt einen Flächenschnitt der Basalwindung durch das Cortische Organ in der Höhe der Kerne der Haarzellen.

Links ist die Crista spiralis getroffen, nach aussen befinden sich die polygonalen Zeichnungen des Sulcusepithels. Der helle Streifen, der parallel der Crista spiralis verläuft, ist der schief durchschnittene kernlose Saum des etwas überhängenden Limbus spiralis; daran reihen sich die inneren Stützzellen und die Reihe der etwas weit voneinander abstehenden Kerne der inneren Haarzellen. In der Mitte des Gesichtsfeldes liegen in doppelter Reihe die quadratischen Durchschnitte durch die Kopfstücke der inneren und äusseren Pfeiler. Auf die gleiche Länge kommen 18 innere und 13 äussere Pfeiler. Zwischen den einzelnen Pfeilern finden sich schmale Spalten, durch welche die Nuelschen Intercellularräume mit dem Tunnelraum kommunizieren, und welche auch den Nervenfasern als Durchgang dienen. Von den Nuelschen Räumen umgeben liegen die drei Reihen der äusseren Haarzellen in alternierender Stellung hintereinander. Auf neun innere Haarzellen kommen 13 äussere in der ersten Reihe entsprechend der Anzahl der äusseren Pfeiler. Während in der zweiten Reihe die gleiche Anzahl von Zellen in regelmässig alternierender Stellung vorhanden sind, existieren in der dritten Reihe Variationen sowohl in Bezug auf Anzahl als Stellung.

Aussen schliessen sich zwei Reihen von Zellkernen an, welche den Hensenschen Stützzellen angehören. Zwischen den einzelnen Stützzellen verlaufen in radiärer Richtung als Fortsetzung der Gewebslücken, welche zwischen den Haarzellen sich befinden, geradlinige Spalten nach aussen. Als Abschluss folgt endlich ein Durchschnitt durch das Ligamentum spirale.

Fassen wir nun die Resultate zusammen, die sich aus unseren Untersuchungen ergeben haben, so können wir die im Jahre 1861 aufgestellte Lehre Koellikers über die Entstehung der Membrana tectoria in der Hauptsache bestätigen.

Die ersten Anfänge der M. tectoria beobachteten wir beim Meerschweinchenembryo von 2,7 cm Länge. Sie zeigt sich als ein dünnes homogenes Häutchen, das in halber Höhe der inneren (axialen) Wand des Schneckenkanals seinen Ursprung nimmt, dem grossen Epithelwust überall dicht anliegt und bis zur Einsenkung zwischen beiden Epithelialwülsten reicht. Soweit stimmt diese Beobachtung überein mit den Angaben Koellikers, der bei seinem 8,1 cm langen Kalbsembryo die M. Corti als eine helle, strukturlose Schicht beschreibt, die dem grossen Epithelialwulst aufliegt.

Ebenso nimmt Böttcher als erste Entwickelungsstufe der Cortischen Membran ein dünnes, radiärgestreiftes Häutchen an, das er bei einem 5,5 cm langen Schafsembryo entdeckte. Es lag demjenigen Teil des Epithels der unteren Schneckenwandung auf, welcher sich später zum grossen Epithelialwulst differenziert. Die erste Anlage der Deckmembran tritt also nach beiden Autoron in gar keine Beziehung zum kleinen Epithelialwulst. Damit wird aber die Ansicht Böttchers über

die Entstehung der Membrana Corti von selbst hinfällig. Er behauptet nämlich, dass sie aus feinen Fasern oder haarartigen Fortsätzen entstehe, welche nicht nur aus den inneren und äusseren Haarzellen, sondern auch aus den oberen Enden der hohen Cylinderzellen des grossen und kleinen Epithelialwulstes hervorragen. Schon Hensen deutete zwei Jahre nach den Untersuchungen Boettchers die von letzterem gesehenen, von den Cylinderzellen des grossen Epithelialwulstes zur Membran hervortretenden feinen Fasern als Kunstprodukte. Wimpern oder ähnliche Gebilde konnten auch wir auf dem grossen Epithelwulst in keinem Präparate selbst nicht mit der stärksten Vergrösserung wahrnehmen.

Auf die Behauptung Ayers, dass die Membrana tectoria nichts anderes als ein der Cupula terminalis ähnliches Gebilde sein müsse, das hervorgebracht werde durch das Zusammenkleben der Haare der Sinneszellen des Cortischen Organs und das Losreissen des Ganzen von den Zellen, von welchen sie getragen wurden, kann ich nur erwidern, dass das Cortische Organ resp. die Haarzellen erst spät nach dem Auftreten der Cortischen Membran sich aus dem kleinen Epithelialwulst herausentwickeln.

Die Befunde, wie sie von Czinner-Hammerschlag über die erste Anlage der Cortischen Membran mitgeteilt wurden, sind als unrichtig aufzufassen, da die Gebilde, welche sie beschreiben, sich als Kunstprodukte herausstellen, entstanden durch ungenügende oder unzweckmässige Fixation ihrer Präparate. Es scheint übrigens sehr auffällig und apriori wenig glaubwürdig, dass die Cortische Membran anfangs frei im Schneckenkanal flottieren, und auf einer späteren Entwickelungsstufe, beim 9,5 cm langen Embryo in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem darunterliegenden Epithel in innige organische Verbindung treten soll, um dann zum Schluss doch wieder frei zu werden. Wir haben in den zahlreichen von uns untersuchten

Präparaten niemals ein ähnliches Bild beobachtet, wie diese beiden Autoren es von der Schnecke des 3,6 cm langen Embryos gezeichnet haben. Damit ist auch ihre Theorie über die weitere Entwickelung der Cortischen Membran als illusorisch zu betrachten, nämlich dass die innere Zone allein als autochthon zu bezeichnen sei, während der ganze übrige Abschnitt, vom freien Rande des Labium vestibulare bis zur äusseren Endigung der Membran ein Wachstumsprodukt der inneren Zone darstelle. Wir haben vielmehr gesehen, dass der Membrana tectoria kein eigentliches aktives Wachstum zukommt, sondern dass sie in ihrer ganzen Ausdehnung rein als Ausscheidungsprodukt des den Ductus cochlearis auskleidenden Epithels aufzufassen ist. In dieser Überzeugung kommen wir bei der Betrachtung der Präparate, welche von Embryonen von 4,1 cm und 5,5 cm Länge herstammen. Bei menschlichen Embryonen findet sich der nämliche Vorgang; Prof. Siebenmann und ich haben bei nochmaligem Durchsehen seiner Präparate sich überzeugt, dass darunter genügend Stellen sich finden, welche den von uns geschilderten Entwickelungsgang in der Bildung der tierischen Membrana tectoria wieder erkennen lassen. Der ungenügende Konservierungszustand des Untersuchungsmaterials hat hier, offenbar wie in den Czinner-Hammerschlagschen Präparaten, zu den Trugschlüssen geführt, die eingangs dieser Arbeit erwähnt worden sind.

Bei der Beschreibung der Basalwindung des 4,1 cm langen Embryo sind wir auf die sog. Deckschicht zu sprechen gekommen als einem bisher von keinem anderen Autor beschriebenen Ausscheidungsprodukt des Cortischen Organs. Diese Deckschicht wandelt sich im weiteren Verlauf durch den bereits beschriebenen Vorgang der Verdichtung zu der accessorischen, randständigen Partie der Membrana tectoria um und ist in späteren Stadien durchaus nicht mehr von der ursprünglichen Cortischen Mem-

bran abzugrenzen. — Die Cortische Membran ist somit doppelten Ursprungs: Die innere Zone ist die primäre, welche vom grossen Epithelialwulst abgeschieden wird. Die schmale Randzone ist eine sekundäre Bildung, welche auf dem kleinen Epithelialwulst abgesondert wird. — Jene vier Faserbündel, welche von der Unterfläche der Membrana tectoria abzweigen und sich an den Köpfen der Haarzellen anheften, sind schon früher von Boettcher, Dupuis, sowie Czinner-Hammerschlag beobachtet worden. Sie entsprechen denjenigen Partien der Cortischen Membran, welche am längsten der Auflösung und Verflüssigung widerstehen. Doch sind Präparate wie sie in Fig. 15 dargestellt sind, selten in dieser Reinheit zu sehen.

Die Bedeutung, die Czinner-Hammerschlag diesen Faserbündeln beimessen, das man es nämlich hier lediglich mit dem sich entwickelnden Cilienbesatz der Hörzellen zu thun habe, ist jedenfalls als eine irrige zu bezeichnen; denn wir haben die eigentliche Cilie immer im Centrum dieser Faserbündel stecken gesehen, und schon früher darauf aufmerksam gemacht, dass diese Fasern bei der ausgewachsenen Schnecke verschwunden sind, während die eigentlichen Wimpern als stachelförmige Gebilde in jedem guterhaltenen Präparate beobachtet werden können.

Was die Einteilung der Membrana tectoria in verschiedene Zonen betrifft, so wäre allerdings mit Czinner-Hammerschlag eine solche gerechtfertigt, welche sich auf die Thatsachen der Entwickelungslehre stützt. Weil es aber unmöglich ist, an der ausgewachsenen M. tectoria die einzelnen Phasen der Entwickelung noch zu erkennen, fällt dieser Anhaltspunkt für eine natürliche Zoneneinteilung dahin. Daher scheint es praktisch, sofern man durchaus eine Einteilung will, sich an die topographischen Verhältnisse der Cortischen Membran zu halten.

und eine innere Zone, welche dem Labium vestibulare als dünnes Häutchen fest anliegt, und eine äussere freie Zone zu unterscheiden.

Anhang.

Von pathologischen Zuständen der Membrana tectoria sind noch wenige Fälle bekannt.

Zwei Fälle wurden im Jahre 1892 und 1895 von Scheibe in der Zeitschrift für Ohrenheilkunde (Bd. 22 und 27) publiziert. Es handelt sich um zwei taubstumme Individuen.

Die histologische Untersuchung hat in der Hauptsache folgendes ergeben: Das Cortische Organ war im grössten Teil der Basalwindung nur angedeutet; in den oberen Windungen war es niedriger als normal, hatte aber seine gewöhnliche Gestalt. Die Cortische Membran zeigte beiderseits nur auf einigen kurzen Strecken normalen Bau, blieb aber auch hier hinter der gewöhnlichen Grösse zurück. In der ganzen übrigen Schnecke aber war die sonst hüllenlose Membran von einer kernhaltigen Hülle umgeben und lag zusammengerollt als Rudiment im Sulcus spiralis internus oder zum Teil auf den Huschkeschen Zähnen, ohne deutlich an einer Stelle zu inseriren.

Die Befunde in der Basalwindung lassen sich leicht vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus erklären. Wir haben wiederholt darauf aufmerksam gemacht, dass die äusserste Partie der Cortischen Membran sich aus der sog. Deckschicht entwickelt und dass wir letztere als Ausscheidungsprodukt des Cortischen Organs kennen gelernt haben. Hat sich nun das Cortische Organ gar nicht oder nur ganz schlecht entwickelt, so fällt auch die Bildung der accessorischen Partie der M. tectoria

weg. Damit stimmt auch in diesem Fall die Angabe überein, dass die im ganzen normal gebaute M. tectoria hinter ihrer gewöhnlichen Grösse zurückgeblieben ist.

Der andere Befund, wonach die Cortische Membran in der ganzen übrigen Schnecke, von einer kernhaltigen Hülle umgeben, zusammengerollt im Sulcus spiralis oder auf den Huschkeschen Zähnen lag, lässt sich vielleicht erklären, durch die Annahme, dass nachträglich hier eine entzündliche Exsudation stattgefunden hat. Viel wahrscheinlicher aber handelt es sich in den Scheibeschen Befunden um eine primäre Raumbeschränkung im Ductus cochlearis membr. durch Faltung und teilweise Verlöthung der Reissnerschen Membran auf die Basilarmembran herab.

Ein etwas ähnlicher Fall wurde von Dr. Alexander im Jahre 1899 publiziert. Es handelt sich um Untersuchungen des Gehörorgans einer unvollkommen albinotischen weissen Katze. Die Sektion ergab folgendes interessante Resultat: Während die knöcherne Schnecke vollkommen normal gestaltet war, wies der Ductus cochlearis hochgradige Veränderungen auf. Es fand sich an ihm ein fast totaler Defekt der Papilla basilaris. Die Cortische Membran war aufgefasert, dick und gelockert; sie war wie die Reissnersche Membran auf die Basilarmembran herabgesunken und ganz oder nur mit ihrem äusseren Ende mit der Basilarmembran verwachsen. Der Limbus spiralis war überall, die Zellen des Sulcus spiralis internus stellenweise erhalten geblieben. Die Zellen des Sulcus spiralis externus, sowie die Boettcherschen Zellen waren nicht vorhanden. Das Ligamentum spirale war von normaler Gestalt. Die Stria vascularis fehlte, das Vas spirale war in allen Windungen sichtbar.

Dieser Fall bildet wie der vorige eine Bestätigung für die Richtigkeit unserer Untersuchungsresultate; denn auch hier ist entgegen der Theorie Ayers über die Entstehung der Corti-

schen Membran trotz des Fehlens des Cortischen Organs die Cortische Membran vorhanden.

Zum Schlusse kann ich nicht umhin meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Siebenmann meinen Dank auszusprechen für die freundliche Ermunterung und vielfältige Unterstützung bei diesen schwierigen Untersuchungen, ebenso möchten ich an dieser Stelle Herrn cand. med. F. Müller danken für die sorgfältige Ausführung der Zeichnungen, die er teils nach meinen Skizzen, teils nach den Präparaten ausgeführt hat.

Litteraturverzeichnis.

1 Alphonse Corti, Recherches sur l'organe de l'ouïe des mammifères première partie. Limaçon. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 3, 1851.

2. Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2. Aufl. Leipzig, 1855, 3. Aufl., Leipzig 1859.

3. — Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig, 1861, 2. Aufl., 1879.

4. — Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1884.

5. Reissner, E., Zur Kenntnis der Schnecke im Gehörorgan der Säugetiere und des Menschen. J. Müllers Arch. f. anat. Physiologie u. wissensch. Medizin, 1854.

6. Claudius, M., Bemerkungen über den Bau der häutigen Spiralleiste der Schnecke. Z. f. wiss Zoolog. Bd. 7, 1855.

7. Boettcher. A., Weitere Beiträge zur Anatomie der Schnecke. Virchows Arch. f. path. Anatomie und Physiologie u. f. klin. Medizin, Bd. 17, 1859.

8. — Über Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinths. Verhandl. d. kais. Leop. Karol. deutschen Akademie der Naturforscher. Dresden 1870.

9. — Über Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinths und Untersuchungen an Säugetieren, Referiert von Dr. V. Hensen. Arch. f. Ohrenheilkunde Bd. 6, 1873.

10. Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn 1860.

11. Hensen, Zur Morphologie der Schnecke, des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 13, 1863.

12. Henle, Handbuch der system. Anatomie des Menschen. Bd. 2. 1866.

13. Löwenberg, Études sur les membrans et les canaux du limaçon. Paris 1864.

14. — La lame spirale du limaçon de l'oreille de l'homme et des mammifères. Paris 1867.

15. Middendorp, Monatschrift für Ohrenheilkunde, 1868.

16. v. Winiwarter, Untersuchungen über die Gehörschnecke der Säugetiere. Akademie der Wissenschaften in Wien, 1870.
17. Gottstein, J., Über den feineren Bau und die Entwickelung der Gehörschnecke beim Menschen und den Säugetieren. Habilitations-Abhandlung. zu Breslau, 1871.
18. Hasse, Anatomische Studien. Das Gehörorgan der Schildkröte, 1873.
19. — Beiträge zur Entwickelung der Gewebe der häutigen Vogelschnecke. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 17.
20. — Die Schnecke der Vögel. Z. f. wissensch. Zoologie, Bd. 17.
21. Lavdowsky, Untersuchungen über den akustischen Endapparat d. Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 13, 1877.
22. Nuel, Recherches microscopiques sur l'anatomie du limaçon des mammifères. Mémoires couronés et memoires des savants étrangers publiés par l'Académie Royale de Belgique. T. XLII. 1878.
23. Pritchard, The Development of the Organ of Corti. The Journal of Anatomy and Physiology normal and pathological. Vol. XIII., 1878.
24. Kuhn, Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans. Über das häutige Labyrinth der Amphibien. Bonn 1880.
25. — Über das häutige Labyrinth der Reptilien. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 20.
26. Retzius, A., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-hystologische Studien. II. Teil, Stockholm 1884.
27. Baginsky, B., Entwickelung der Gehörschnecke. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 28, 1886.
28. Schwalbe, Anatomie der Sinnesorgane. 1887.
29. Ayers, Journal of Morphology, Bd. 6, 1892.
30. Dupuis, Die Cortische Membran. Anatom. Hefte, 3. Bd., 1894.
31. Czinner-Hammerschlag, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Cortischen Membran. Sitzungsber. d. kaiserl. Akademie d. Wissenschaften. C. VI. Bd. 3, Wien 1897.
32. Siebenmann, Mittelohr und Labyrinth. Handbuch der Anatomie des Menschen, 5. Bd.
33. Scheibe, Zeitschrift für Ohrenheilkunde, Bd. 22, S. 11 u. Bd. 27, S. 95.
33. Alexander, Monatschrift für Ohrenheilkunde, Bd. 33, S. 508.

Erklärung der Abbildungen.

Figuren 1 bis 4. Horizontalschnitte durch die Schnecke eines 2,7 cm langen Meerschweinchenembryos.

Figur 1. Schnitt durch die ganze Schnecke bei schwacher Vergrösserung. 1 (a + b) bezeichnen die beiden Querschnitte durch die Basalwindung etc.

Figur 2 stellt einen Querschnitt der Basalwindung bei starker Vergrösserung dar.

Figur 3. Querschnitt durch die zweite Windung bei starker Vergrösserung.

Figur 4. Querschnitt durch die dritte Windung.

Figur 5 bis 10. Horizontalabschnitte durch die Schnecke eines 4,1 cm langen Embryos.

Figur 5. Radiärschnitt durch die ganze Schnecke. 1 a, 2 a, 3 a, 4 a bezeichnen wieder die vier Querschnitte des Schneckenkanals auf einer Seite. Die vierte Windung ist dreimal getroffen. 4 c bezeichnet die Spitze der vierte Windung. Schwache Vergrösserung. Ga. = Ganglien; Sct. = Scala tympani; Sc. v. = Scala vestibuli.

Figur 6. Querschnitt durch die Basalwindung bei starker Vergrösserung.

Figur 7. Querschnitt durch die zweite Windung in starker Vorgrösserung.

Figur 8. Querschnitt durch die dritte Windung, starke Vergrösserung.

Figur 9. Querschnitt durch das untere Ende der vierten Windung, homog. Immersion 1/12.

Figur 10. Querschnitt durch das Spitzenende der vierten Windung, homog. Immersion.

Figuren 11 bis 14. Schnitte durch die Schnecke eines 5,5 cm langen Embryos bei starker Vergrösserung

Figur 11. Querschnitt durch die Basalwindung.

Figur 12. Querschnitt durch die zweite Windung.

Figur 13. Querschnitt durch die dritte Windung.

Figur 14. Querschnitt durch die Spitze der vierten Windung.

Figur 15. Radiärschnitt durch das Corti sche Organ, homog. Immersion.

Figur 16. Querschnitt durch die zweite Windung des Schneckenkanals beim neugeborenen Meerschweinchen, starke Vergrösserung.

Figur 17. Querschnitt durch die zweite Windung des Schneckenkanals beim ausgewachsenen Meerschweinchen, starke Vergrösserung.

Figur 18. Flächenschnitt durch die Basalwindung des ausgewachsenen Tieres in der Höhe der Kerne der Haarzellen, bei starker Vergrösserung.

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

ROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

LII/LIII. HEFT (XVI. BAND, HEFT III/IV).

MIT 12 TAFELN UND 53 TEXTFIGUREN.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

Jan. 1901.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

(Aus dem anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag.)

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

VITALE FÄRBUNG.

VON

ALFRED FISCHEL,
PRAG.

Mit 65 Figuren auf den Tafeln XXXVIII/XLIII.

(MIT UNTERSTÜTZUNG DER „GESELLSCH. ZUR FÖRDERUNG DEUTSCHER WISSENSCHAFT, KUNST UND LITTERATUR IN BÖHMEN.")

Vor zwei Jahren habe ich gelegentlich eines Aufenthaltes in der zoologischen Station in Neapel auf Grund einer bestimmten Fragestellung die Eier einiger Seetiere, namentlich aber die jenigen von Echinus microtuberculatus, während ihrer Entwickelung mit verschiedenen Farbstoffen „vital" zu färben gesucht.

Damals gelang es mir, wie ich im 37. Hefte dieser Zeitschrift berichtete, auf die angegebene Weise eine besondere Art von Körnchen innerhalb der lebenden Eizelle färberisch zu differenzieren, ihre allmähliche Verteilung auf die aus der Eizelle entstandenen Zellen der Larven zu verfolgen, namentlich aber höchst eigenartige, mit den einzelnen Phasen der Zellteilung in Beziehung stehende Lageveränderungen derselben, deren nähere Ursachen mechanisch begreiflich zu machen jüngst Rhumbler versucht hat, zu ermitteln.

Allein eine prinzipiell wichtige Frage konnte ich mit Sicherheit nicht entscheiden: Diejenige nämlich, ob die dargestellten Körnchen nur dem Protoplasma der Zellen beigemengte Fremdkörper, z. B. noch aus dem Ovarium stammende Nahrungsstoffe, oder aber eine besondere Art des lebenden Protoplasmas selbst darstellen. — Es ist aber ohne weiteres einleuchtend, dass die strikte Beantwortung gerade dieser Frage von besonderer, das den übrigen Untersuchungsergebnissen zukommende Interesse weit überragender Wichtigkeit ist.

War diese Entscheidung an dem erwähnten Untersuchungsobjekte nicht möglich, so lag der Wunsch nahe, sie an einem

anderen, für diesen Zweck vielleicht günstigeren Materiale zu versuchen, zu prüfen, ob man überhaupt imstande ist, lebendes Protoplasma in der tierischen Zelle zu färben, und auf diese Weise die Bedeutung dessen zu ermitteln, was man — ohne darüber sicher orientiert zu sein — als „vitale Färbung" zu bezeichnen pflegt.

Noch aus einem anderen Grunde aber schien eine solche systematisch angestellte Untersuchung nicht unwichtig zu sein und erhielt sie zugleich neue Ziele.

Vor 40 Jahren hat E. Brücke die Zelle treffend als „Elementarorganismus"[1]) bezeichnet; wenn er damals hinzufügte, dass sie „einen höchst kunstvollen Bau darstellt, dessen wesentliche architektonische Elemente unseren Blicken bis jetzt vollständig entzogen sind", so gilt dieser Satz auch noch heute. Denn trotz der grossen, kaum noch übersehbaren Zahl darauf hin gerichteter Untersuchungen und trotz zahlloser, seitdem ermittelter Einzelthatsachen, steht uns auch gegenwärtig noch der feinere strukturelle Aufbau des Protoplasmas völlig rätselhaft gegenüber. Ist für die einen das letzte Strukturelement der plasmatische Faden, so ist es für die anderen die Wabe und für die dritten das Granulum, die Plastidule (Maggi); und damit sind nur die Typen der verschiedenen Anschauungen charakterisiert — in ihren speziellen Ansichten weichen die Anhänger der einen oder der anderen dieser Hypothesen, namentlich die der Fadentheorie, nicht unerheblich von einander ab. Die Antwort, die wir demnach auf die Grundfrage aller biologischen Forschung, auf die Frage nach der Struktur des Protoplasmas selbst erhalten, ist eine sehr verschiedenartige — ein deutlicher Beweis dafür, dass wir sie mit Sicherheit überhaupt nicht beantworten können.

[1]) F. Schenck will allerdings diese Bezeichnung beseitigen und setzt an seiner Stelle den Ausdruck: „Organisationseinheit" oder „Elementarorganisation".

Die Ursache dieser Erscheinung ist nun gerade in letzter Zeit in kritischer Weise geprüft worden. A. Fischer hat darauf hingewiesen, dass unsere Anschauungen über Protoplasmastruktur sich fast ausschliesslich auf die an fixierten Geweben gewonnenen Untersuchungsresultate stützen; alle Fixierungsmittel aber fällen, wie er des Näheren in umfassender Weise geprüft hat, die in den Zellen enthaltenen Eiweisskörper aus, „und zwar in Formen, die bald der Granula-, bald der Gerüst- und Filartheorie förderlich sein können". „Was man als die Andeutung einer vitalen, unsichtbaren Struktur deutet, ist in Wirklichkeit oft nur ein Fällungsbild, das natürlich an demselben Objekte mit der Regelmässigkeit wiederkehren muss, mit der auch die vitalen Vorgänge im Zellleib sich wiederholen."

Die Bedeutung der Untersuchungen von A. Fischer liegt nun gewiss nicht allein in der scharfen Kritik, mit welcher er an die gangbaren Anschauungen über Zellstrukturen herantritt und mit der er wohl in manchen Punkten zu weit gegangen ist. Warum und wann wir berechtigt sind, gewisse, wenn auch erst durch die üblichen Fixierungsmittel sichtbar werdende Strukturen als vitale anzusprechen, das ist namentlich von Flemming in überzeugender Weise ausgeführt worden. Und das schlagendste Beispiel dafür, dass die durch Fixierung gewonnenen Bilder, in vielen Fällen wenigstens, trotz ihrer Ähnlichkeit mit einfachen Fällungsbildern der Eiweisskörper, dennoch eine vitale Struktur zur Grundlage haben müssen, ist wohl in dem von C. Rabl (gestützt auf die Angaben von Mark und Kostanecki-Siedlecki) erbrachten Hinweise darauf zu erblicken, dass fixierte Präparate von Schneckeneiern ein Strukturbild zeigen, das mit der Rechts-, beziehungsweise Linksdrehung des Körpers der betreffenden Schneckenart übereinstimmt.

Allein zweifellos dürfen wir, mit Rücksicht auf die Ergebnisse der Fischerschen Untersuchungen, aus den durch Fixierung der Gewebe gewonnenen Bildern nur mit äusserster Vor-

sicht Schlüsse auf die wirkliche vitale Struktur der betreffenden Zellarten uns erlauben, ohne dass es freilich deshalb notwendig wäre, das Gesamtgebiet der ersteren als eine bedeutungslose „Morphologie der Fällungsprodukte im Protoplasma" anzusehen

Wesentlicher als die negativen Resultate wird aber wohl an der Arbeit von Fischer der Umstand sein, dass sie uns den Weg zeigt, in rationeller und Erfolg verheissender Weise die physikalischen und chemischen Ursachen jener Strukturen des Plasmas zu ermitteln, welche wir entweder direkt an der lebenden Zelle konstatieren oder wenigstens nach Befunden an fixierten Präparaten in ihr vermuten können.

Hieraus ergiebt sich nun von selbst die Aufgabe, der lebenden Zelle zunächst auf mikroskopischem Wege näher zu treten, und so erwartet denn auch Fischer, dass man nunmehr dem Studium der lebenden Zelle eine grössere Aufmerksamkeit zuwenden wird, wenn man etwas über den eigentlichen strukturellen Aufbau ihres Körpers wird ermitteln wollen.

Die Grenzen, innerhalb deren sich solche Untersuchungen an der lebenden unveränderten Zelle bewegen können, sind jedoch bei den uns heute zur Verfügung stehenden Hülfsmitteln sehr eng gezogen. Es wäre daher zweifellos ein grosser Vorteil, wenn wir imstande wären, in derselben Weise wie an der fixierten, so auch an der lebenden Zelle bestimmte Elemente ihres Plasmas durch Färbung vor den übrigen deutlich hervortreten zu lassen.

Ob dieses Ziel überhaupt erreichbar ist und welche Schlüsse sich eventuell auf diesem Wege über den architektonischen Aufbau des Plasmas ermitteln lassen, das festzustellen, war der Zweck der nachfolgenden Untersuchungen. In ihrer Methodik sind sie, wie bekannt, durchaus nicht die ersten ihrer Art: „Vitale" Färbungen sind ja wiederholt schon vorgenommen worden. Auf die bezügliche

bekannte Litteratur brauche ich hier umso weniger näher ein zugehen, als ich sie im Wesentlichen schon in meiner früheren, sich mit vitaler Färbung beschäftigenden Arbeit berücksichtigt habe. Seither sind wiederum einige Mitteilungen dieser Art erschienen und namentlich ist J. Arnold nicht müde geworden, auf die grosse Bedeutung des Gegenstandes hinzuweisen. Ich werde diese Angaben an entsprechender Stelle berücksichtigen. — Bei allen bisher erschienenen Arbeiten dieser Art handelt es sich aber entweder nur um gelegentlich angestellte Versuche, denen die Autoren selbst keine nähere Untersuchung widmeten oder um Versuche, welche ausschliesslich zu physiologischen Untersuchungszwecken vorgenommen wurden; oder endlich beziehen sich diese Mitteilungen auf nur einen oder ganz wenige Farbstoffe. Systematisch aber, lediglich um seiner selbst und um der oben angegebenen Ziele willen, auf die allein es wesentlich ankommt, ist der Gegenstand bisher nicht geprüft worden.

Material und Methode.

Das Material zu einer solchen Untersuchung muss besondere Bedingungen erfüllen: Seine Zellen müssen genügend gross und ferner so beschaffen sein, dass sie histologische Details, soweit dieselben an der lebenden Zelle überhaupt sichtbar sind, leicht erkennen lassen, auch muss es möglich sein, den Erfolg der „vitalen" Färbung durch längere Zeit am lebenden Tiere verfolgen zu können. — Vortrefflich eignen sich für diese Zwecke gewisse Amphibienlarven, die grosse Zellen besitzen und sich bequem in Wasser aufziehen lassen. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf die Larven von Rana temporaria, Siredon pisciformis und Salamandra maculosa. Während jedoch von den beiden erstgenannten Arten nur die Larven einer bestimmten Entwickelungsperiode (Rana tempor. von 8—10 mm, Siredon piscif. von 10—13 mm Länge) untersucht und an ihnen

nicht die ganze Reihe der verwendeten Farbstoffe[1]) durchgeprüft wurde — es zeigte sich nämlich bald, dass die Wirkung derselben im Prinzipe mit der auf Larven von Salamandra macul. ausgeübten übereinstimmte — wurden die Larven der letztgenannten Art von sehr frühen, zu diesen Untersuchungen überhaupt geeigneten Stadien (ca. 20 mm Länge) an bis zum Ende der Larvenperiode auf ihr Verhalten zu sämtlichen unten genannten Farbstoffen hin geprüft.

Die Methode der Untersuchung, durch die Wahl des Materials selbst gegeben, war eine sehr einfache: Die Larven wurden in Wasser gebracht, in welchem der betreffende Farbstoff gelöst worden war[2]). Die zur Erzielung der Färbung notwendigen, im allgemeinen sehr geringen Konzentrationsgrade der Lösungen sind für die einzelnen Farbstoffe sehr verschiedene. Von ihrer genaueren Angabe sehe ich, da hierbei sorgfältige Individualisierung notwendig ist, ab. Bemerkt sei nur, dass von jedem Farbstoffe mindestens zwei Lösungen geprüft wurden, eine sehr schwache und eine ziemlich konzentrierte.

Was die Wahl der angewandten Farbstoffe betrifft, so musste einfach empirisch vorgegangen werden. Denn über die — eventuellen — Beziehungen zwischen der chemischen Konstitution eines Farbstoffes und seiner Fähigkeit „vital" zu färben, ist uns nichts Näheres[3]) bekannt. So blieb nichts übrig, als einfach eine möglichst grosse Zahl von Stoffen — es

---

[1]) Diese beiden Larvenarten vertragen nur relativ geringe Mengen von Farbstoffen und es erfordern daher die an ihnen angestellten Versuche grössere Vorsicht; auch ist bei Rana temp. infolge der starken Pigmentierung die erzielte Färbung nicht so deutlich hervortretend.

[2]) Manche der Farbstoffe mussten in heissem Wasser, welches dann abgekühlt wurde, gelöst werden. Eventuell wurde auch filtriert.

[3]) Die hierüber vorliegenden Angaben werde ich in einem besonderen Kapitel besprechen.

wurden nahezu 100 versucht[1]) — auf die lebenden Tiere einwirken zu lassen, um erst nach den auf diesem Wege erzielten Resultaten den Versuch zu machen, ob und in welchem Sinne sich überhaupt die fragliche Beziehung zwischen der chemischen Konstitution und dem Färbungsvermögen der betreffenden Körper ermitteln lässt. Die einzige Bedingung bei dieser Wahl konnte nur die sein, dass sich der Farbstoff in Wasser, zum Teile wenigstens, lösen liess. — An den untersuchten Tieren wurde ferner, wenn auch die übrigen Gewebe nicht unberücksichtigt blieben, vorwiegend und genauer nur eine Zellart auf ihr Ver-

---

[1]) In alphabetischer Ordnung aufgezählt sind es folgende:

Acetinblau, Acridinorange, Alizarin, Alizarinblau, Alkaliblau, Anilgrün, Anilinblau, -gelb, -violett, Auramin, Azoblau;
Baslerblau, Bayrischblau, Benzylblau, Bindschedlersches Grün, Biondisches Farbgemisch, Bismarckbraun, Bleu de Lyon, Bordeaux R, Brasilin, Brillantgrün;
Capriblau, Carmalaun, Chromogen, Coerulein S, Congoroth, Corallin, Crocein-Scharlach, Cyanin;
Dahlia, Diamantfuchsin;
Echtblau B A, Echtrot D, Eosin;
Fuchsin S;
Gentianaviolett, -B, Goldorange;
Hämatein, Hämatoxylin, Helianthin, Hofmanns Violett;
Indigoblau, Indophenol, Indulin; — Janusgrün;
Krystallviolett; Lauthsches Violett;
Magdalarot, Metanilgelb, Methylenblau rectificat. und B. X, Methylviolett, -grün, Muchämatin;
Naphtylamingelb, Neutralrot, -violett, Nigrosin, Nilblauchlorhydrat, -sulfat;
Orange (3 verschiedene Arten), Orcein;
Pfauenblau, Phenylenblau, Phloxin, Pikrokarmin (Ranvier), Ponceau GG. und R, Pyronin;
Reginaviolett, Rhodamin, Roccellin, Rosanilinbase, -chlorhydrat, Rose bengale, Rubinviolett;
Safranin, -B extra, Säurebraun, Säuregelb;
Tartrazin, Toluidinblau, Toluylenblau, Tropaeolin;
Uranin:
Viktoriablau:
Wasserblau 4 B und RR;
Xylidin-Ponceau.

halten den Farbstoffen gegenüber geprüft, und zwar die Zellen des Hautepithels und der Cornea. Diese absichtliche Einschränkung empfahl sich aus dem Grunde, um nicht eventuelle kleine Unterschiede und Veränderungen der Reaktion bei der Anwendung verschiedener Farbstoffe oder während einer längeren Einwirkung eines und denselben Farbstoffes zu übersehen, was leicht möglich ist und was gerade hier, wo es auf die sichere Konstatierung schon der kleinsten Reaktionsunterschiede ankommt, vermieden werden musste. Diese Beschränkung auf eine einzige, aber eben deshalb um so genauer in ihren Veränderungen erkennbare Zellart beeinträchtigte übrigens, wie die gleichzeitige, hier nicht immer besonders erwähnte Untersuchung der Zellen der übrigen Gewebsarten lehrte, die Giltigkeit der später gezogenen Folgerungen allgemeiner Natur in keiner Weise.

Die Untersuchung der betreffenden Hautteile selbst wurde, soweit dies überhaupt möglich war, direkt am lebenden, leicht (z. B. durch Tabaksrauch) betäubten Tiere vorgenommen; bei den Larven von Salamandra macul., namentlich bei den älteren, empfiehlt es sich und ist zumeist zur Erkennung von Details direkt notwendig, die Haut selbst abzuziehen, was bei einiger Übung leicht gelingt. In physiologischer Kochsalzlösung frisch untersucht, unterscheidet sich die Färbung solcher Hautstücke, wenn sie schonend abgelöst wurden, absolut nicht von der am lebenden Tiere, und man ist daher auf diese Weise imstande, jede einzelne Epithelregion der Hautdecke, für sich isoliert, auch mit stärkster Vergrösserung, bequem zu untersuchen.

Da ferner diese Untersuchung wesentlich erleichtert wird, wenn die Epithelzellen möglichst wenige Pigmentkörnchen enthalten, so wurden speziell die Larven von Salamandra macul., noch vor ihrer Färbung, nach der von mir und Flemming angegebenen Weise (durch Wärme und Licht) gebleicht, und zwar zumeist bis zu dem durch Figur 1 (Taf. XXXVIII) wiedergegebenen Grade.

Indem ich nunmehr zur Darstellung der gewonnenen Resultate der Untersuchung übergehe, bemerke ich, dass ich zunächst die Schilderung der allgemeinen biologischen Wirkung der Farbstoffe voranstelle, hierauf die histologischen Ergebnisse mitteile, um dann erst jene Schlussfolgerungen zu besprechen, welche sich hinsichtlich des Chemismus der „vitalen" Färbung, sowie hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Ermittelung der feineren Struktur des Zellleibes ziehen lassen.

Untersuchungsresultate.

Ihrer Wirkung auf die untersuchten Larven nach kann man die verwendeten Farbstoffe in mehrere Gruppen anordnen.

Es giebt zunächst solche, die sich vollkommen indifferent erweisen: Sie rufen auch, in konzentrierterer Lösung angewendet, keine mikroskopisch nachweisbaren Veränderungen der Zellen hervor und es können die Tiere lange Zeit in ihnen verweilen, ohne dass ihre normalen Funktionen in irgendwie erkennbarer Weise beeinträchtigt würden. Als solche Stoffe[1]) erwiesen sich:

Von Oxydationsprodukten des Anilins: . . . . Indulin, Nigrosin, Acetinblau;
von Oxazinen: . . . . . . Capriblau, Echtblau B. A.;
von Oxydationsprodukten des Toluidins: . . . . Safranin, -B extra;
von Oxydationsprodukten der Gemische des Anilins und Toluidins: . . . . Diamantfuchsin, Fuchsin S, Rosanilin-Base, -chlorhydrat, Alkaliblau, Wasserblau 4 B, Wasserblau R R, Bayrischblau;

1) Geordnet nach dem Werke von Bolles-Lee und Henneguy, sowie mit Hülfe der „Farbenchemie" von Georgievicz.

von Substitutionsprodukten eines H-Atoms des Rosanilins durch Methyl- und Aethylradicale: Bleu de Lyon, Toluidinblau;
von Substitutionsprodukten durch eine Phenylgruppe: . Anilinblau;
von Azofarben: . . . . . . Säuregelb, Orange, Helianthin, Azoblau, Janusgrün;
von Hydrazonen: . . . . . Tartrazin;
von Oxyazofarben: . . . . Tropaeolin, Roccelline, Crocein-Scharlach, Echtrot D, Ponceau GG, Ponceau R, Xylidin-Ponceau, Bordeaux R, Congorot;
von Phtaleinen: . . . . . Eosin, Rose bengale, Phloxin, Uranin, Coerulein S, Rhodamin, Pyronin;
von Anthracenen: . . . . . Alizarinblau;

ferner: Indophenol, Toluylenblau, Indigoblau, Chromogen, Orcein, Hämatoxylin, Hämatein, Muchämatin, Carmalaun, Pikrokarmin, Biondisches Gemisch[1]).

Es gewährt einen überraschenden Anblick und liefert den augenfälligsten Beweis für die elektive Thätigkeit der lebenden Zelle, wenn man sieht, wie die Larven in diesen, wenn auch sehr konzentrierten Farblösungen tagelang zu verharren vermögen, ohne sich zu färben oder von dem Medium irgendwie beeinflusst zu werden. Für die Bedeutung dieser Thatsache ist es aber, worauf gleich hier hingewiesen werden möge, von besonderer Wichtigkeit, dass es Farben giebt, welche einzelnen dieser indifferenten Stoffe chemisch sehr nahe verwandt sind und welche trotzdem die entgegengesetzte Wirkung — lebhafte Färbung von Zellelementen — ausüben.

---

1) Die letzterwähnten Farbengemische wurden des Versuches halber mit herangezogen.

In sehr starken Lösungen und bei langer Einwirkung kann übrigens der eine oder der andere dieser Farbstoffe eventuell eine ganz leichte, diffuse Färbung der Larven hervorrufen; allein niemals vermag man dann mikroskopisch nachzuweisen, dass der Farbstoff an bestimmte Elemente in den Zellen selbst gebunden ist; es handelt sich also lediglich um eine gleichmässige leichte Durchtränkung der Gewebe des Tieres mit der Farblösung.

In geradem Gegensatze zu dieser Gruppe steht eine Reihe anderer Farbstoffe, welche sich, allerdings in verschiedenem Grade und in verschiedener Wirkungsart, als direkte Gifte für das Leben unserer Larvenzellen erweisen. Es können dabei diese Körper ihren tötenden Einfluss ausüben, ohne die Gewebe überhaupt oder in deutlich merkbarem Grade zu färben, wie z. B. das Corallin, Magdalarot, Brillantgrün, Goldorange, Säurebraun, Brasilin; oder aber sie färben, in stärkerer Lösung angewendet, die Larven sofort oder kurz vor ihrem Tode, und zwar in der Art, dass diese entweder überall oder wenigstens an den pigmentfreien Hautstellen deutlich den Ton der betreffenden Farbe aufweisen; auch hier aber ergiebt die mikroskopische Untersuchung keine distinkte Färbung, sondern nur eine diffuse Durchtränkung mit dem betreffenden Stoffe. In dieser Weise verhalten sich das Benzyl-, Pfauen- und Baslerblau; das Bindschedlersche und das Anilgrün; das Anilin-, Metanil- und das Naphtylamingelb, sowie das Acridinorange; beim Viktoriablau erscheinen hiebei die pigmenthaltigen Hautstellen grün, die pigmentfreien blau, ein Unterschied, der sich auch sonst noch bei anderen Farbstoffen findet und dessen Ursache noch näher besprochen werden soll. Eventuell sind auch in einzelnen Leydigschen Zellen die sogenannten Mucingranula gefärbt; doch ist das sehr inkonstant und hängt offenbar, wofür auch der grosse Wechsel der hierbei sichtbaren Farbentöne spricht, von besonderen funktionellen

Zuständen dieser Gebilde ab. — Ähnlich sind die Veränderungen beim Anilgrün; sehr ungleich dagegen verhält sich das Methylgrün. Zumeist jedoch zeigt sich bei seiner Einwirkung ein Farbenumschlag, eine Metachromasie, in der Art, dass die Larven in der grünlichblauen Lösung rötlich, an den pigmentfreien Hautstellen und namentlich an der Flimmerzellen enthaltenden, kreisförmigen Zone um die Nasenöffnung violett gefärbt werden. — Bei den meisten dieser giftig wirkenden Farben wurde ferner, oft erst kurz vor dem Tode der Tiere, eine eigenartige Anordnung der Pigmentkörnchen in den Epithelzellen wahrgenommen: Wärend sie normaler Weise die Zellen gleichmässig erfüllen, ballen sie sich nach Einwirkung der erwähnten Stoffe in unregelmässigen, verschieden grossen und dichten Haüfen mehr in der Mitte zusammen.

In gewissem Gegensatze hierzu steht die Wirkung des (im übrigen gleichfalls giftigen)[1]) Cyanins. Die grossen Pigmentzellen der Cutis (namentlich bei Siredonlarven) werden durch dasselbe förmlich zersprengt; an ihrer Stelle bilden sich zahlreiche kleine, kreisrunde Pigmentkönchenhaufen, deren Elemente in lebhafter Molekularbewegung schwingen. Ähnliches ist auch an den Kernen der Epithelzellen, welche stark gequollen aussehen, zu beobachten: Innerhalb der Membran des kugelrund erscheinenden Kernes sieht man zahlreiche (ungefärbte) Granula im Kernsafte in deutlicher Brownscher Molekularbewegung begriffen[2]).

Eine weitere Reihe von Farbstoffen nimmt eine eigenartige, gewissermassen eine Mittelstellung zwischen den bisher besprochenen beiden Gruppen ein. Hierher gehören zunächst einige Körper,

---

1) Im Gegensatze hierzu hat Certes an Leukocyten, bei erhaltener Bewegungsfähigkeit, Färbung mit Cyanin erzielt.

2) Sigm. Mayer hat die gleiche Erscheinung nach Anwendung von Chloralhydrat beobachtet. (Nach einem im Vereine „Lotos" im Jahre 1899 gehaltenen, aber nicht gedruckten Vortrage.)

die vom Fuchsin, das, wie erwähnt, selbst nicht färbt, abstammen und sämtlich violett sind: Methyl-, Krystall-, Hofmanns-, Regina-, Rubin-, Anilin-, Lauthsches und Gentianaviolett (-B). Ihre gemeinsamen Eigenschaften bestehen zunächst darin, dass sie sich nur in stärkeren Lösungen als rasch wirkende Gifte erweisen, aber auch in schwacher Lösung nach längerer Einwirkung nicht vertragen werden; dass ferner in ihnen die Larven in ziemlich übereinstimmender Weise gefärbt werden: Während jene Zonen des Hautepithels, deren Zellen Pigmentkörnchen enthalten, dunkelviolett werden, erscheinen die pigmentfreien (oder -armen) hellviolett bis blau gefärbt. Die Kiemen sind lebhaft und zwar gleichfalls zumeist hellviolett tingiert.

An einigen Stellen des Kopfes der Salamanderlarven finden sich, wie ich vor einiger Zeit näher beschrieben habe (46), konstant zahlreiche Flimmerzellen. Von diesen Regionen hebt sich namentlich die um die Nasenöffnung befindliche, kreisförmige scharf durch ihre besondere Farbennuance von der violett gefärbten Nachbarschaft ab. Es stimmt überhaupt die Reaktion der Zellen dieser Zone nicht nur diesen sondern allen anderen Farbstoffen gegenüber genau überein mit jener, welche den Zellen der Nasenschleimhaut zukommt: Trotz ihrer morphologisch nicht unbeträchtlichen Verschiedenheiten sind daher diese beiden Zellarten ihrem chemischen Baue nach wahrscheinlich gleichwertige oder wenigstens sehr ähnlich zusammengesetzte Gebilde.

Untersucht man das Hautepithel einer mit diesen Stoffen gefärbten Larve mikroskopisch, so kann man, ausser einer leichten, wenn überhaupt vorhandenen ins Blau oder Grün spielenden Farbennuance der, sonst braun erscheinenden, Pigmentkörnchen der oberflächlich gelegenen Epithelzellen, von der tiefen Schicht des Epithels ziemlich übereinstimmend das in Fig. 11 (Taf. XXXVIII) dargestellte, von einer Methylviolett-Larve stammende Bild erhalten. Die in dieser Epithelschichte vorhandenen Leydigschen

Zellen (LZ)[1]) leuchten als mehr oder minder kreisförmige[2]) vollkommen ungefärbt gebliebene Elemente aus dem Violett ihrer Nachbarschaft hervor, welche gleichmässig von der Farblösung durchtränkt ist, ohne dass sich in den zwischen den Leydigschen befindlichen Zellen besondere Elemente mit dem Farbstoffe beladen hätten. Diese Reaktion bildet demnach, wie aus der Figur ersichtlich, ein förmliches Negativ der ungefärbt gebliebenen Leydigschen Zellen.

Zeigt sich in dieser Abweisung des Farbstoffes ein elektives Verhalten der Zellen den Farbstoffen gegenüber, so wird das letztere durch die Reaktion derselben Zellart einem anderen Farbstoffe gegenüber ergänzend illustriert. Setzt man nämlich die Larven in eine Auramin-Lösung, die, wenn sie nicht tötlich wirken soll, nicht allzu stark sein darf, so erscheinen die Tiere gleichmässig gelb gefärbt (stärker noch als in Fig. 3); mikroskopisch untersucht bietet jedoch ihr Hautepithel ein Bild dar, das in geradem Gegensatze zu dem mit Methylviolett erzielten steht (Fig. 12): Jetzt erscheinen gerade die Leydigschen Zellen, und zwar intensiv gelb gefärbt, ihre Nachbarschaft dagegen hat den Farbstoff nicht angenommen. Wir können also, je nach Wahl der färbenden Substanz, ein negatives oder positives Bild einer bestimmten Zellart im Hautepithel erhalten.

In der Mitte der Figg. 11 und 12 sind Hautsinnesorgane (im Flächenbilde) dargestellt, deren Zellen gleichfalls mit den angewendeten Farbstoffen gleichmässig durchtränkt sind. Es besitzen überhaupt die Zellen dieser Organe, sowie diejenigen der Drüsenöffnungen in der Haut, eine besondere Affinität zu

---

1) Der in den Figuren dargestellte Kreis in der Mitte dieser (und einiger anderer) Zellen entspricht natürlich nicht dem Kerne selbst, der am frischen Präparate überhaupt nicht deutlich zu sehen ist. Es soll damit nur seine ungefähre Lage angegeben sein.

2) Die Form dieser Zellen variiert an den verschiedenen Hautregionen. Sie können kreisrund, oval, oder selbst polygonal konturiert sein.

vielen Farbstoffen, welche oft, dem Farbentone ihrer Nachbarschaft oder dem der verwendeten Farblösung gegenüber als ein Farbenumschlag, eine Metachromasie, auftritt. So heben sich z. B. diese Organe, wie Fig. 14 zeigt, bei mit Dahlia gefärbten Larven von ihrer entweder ungefärbt gebliebenen oder leicht gelblich erscheinenden Umgebung durch ihre besondere Färbung scharf ab. — Innerhalb der Zellen dieser Organe, und zwar an ihrer freien Seite, lassen sich ferner mit den meisten Farbstoffen, so auch mit Auramin und Dahlia (vgl. die Figg. 12 und 14) Körnchen, welche den Farbstoff angenommen haben, nachweisen. Es sind das Elemente, die auch bei normalen (ungefärbten) Larven als glänzende, farblose Granula an den gleichen Stellen sich finden [1]).

Mit den bisher genannten Stoffen kann man unsere Larven in verschiedenstem Grade färben und sie eine Zeit lang in diesem Zustande lebend erhalten. Die auf diese Weise erhaltenen histologischen Resultate stehen an Bedeutung weit hinter denen zurück, welche man mit Hülfe der am Schlusse zu besprechenden Farbstoffe erzielen kann; auch sind, wie erwähnt, die genannten Stoffe nicht ungiftig. Bevor ich jedoch zur Besprechung der Alizarinwirkung und zu der letzten Gruppe von Farbstoffen übergehe, soll vorher noch die Wirkung zweier weiterer Substanzen, auch im Bilde, vorgeführt werden, die zu den das Leben der Larven weniger schädigenden gehören.

Die Fig. 2 zeigt das Resultat einer Färbung mit Malachitgrün, das durch einen Vergleich mit der daneben gezeichneten normalen (gebleichten) Larve (Fig. 1) besonders deutlich hervortritt. Die schöne grüne Farbe der Larve wird auch beim Aufenthalte in ungefärbtem Wasser noch einige Zeit hindurch

[1]) Farblose Granula scheinen in Drüsenzellen ganz allgemein vorzukommen. Die Frage nach ihrer Bedeutung ist in neuerer Zeit durch die Arbeiten von R. Krause, E. Müller, Solger und H. Held in Fluss gekommen.

weiter behalten, beruht aber, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, lediglich auf einer völlig gleichmässigen Durchtränkung der Gewebe des Tieres mit der Farblösung; nur die Körnchen in den Zellen der Hautsinnesorgane und Drüsenöffnungen sind, durch Annahme des Farbstoffes, intensiv gefärbt, sonst sind aber in keiner Zelle gefärbte Granula nachzuweisen.

Etwas weniger ungiftig erweist sich jener Farbstoff, dessen Effekt die Fig. 3 veranschaulicht: Das Chrysoidin. Die stark gelbe Färbung der Larve resultiert aus der gleichen Ursache wie im vorhergehenden Falle, es handelt sich wiederum lediglich um eine Farbstoff-Durchtränkung, nicht um die Färbung distinkter Zellbestandteile. — Rasch (durch starke Lösungen) gefärbt, bleiben die Tiere bewegungslos am Rücken liegen, erholen sich aber in reinem Wasser rasch und behalten ihre Färbung durch längere Zeit bei.

Eine isolierte Stellung allen anderen Farbstoffen gegenüber, also eine Gruppe für sich, nimmt das Alizarin ein. Diese Substanz stellt das wirksame Prinzip des Krapps dar, in dessen, bis in das 16. Jahrhundert zurückgehender[1]) Anwendung bei Fütterungsversuchen wir die ersten Versuche einer „vitalen" Färbung zu erblicken haben.

Setzt man Salamanderlarven in eine Lösung des Alizarins, so färbt sich nach einiger Zeit — da nur schwache Lösungen angewendet werden dürfen, so dauert das oft einige Tage — die neu entstehende Knochensubstanz rot und man kann, wie Fig. 4 zeigt, am lebenden Tiere alle nicht zu sehr durch die Weichteile verdeckten Knochen durch die Haut hindurchsehen. So tritt am Schädel der abgebildeten Larve u. a. sehr deutlich der in diesem Stadium ausgebildete knöcherne

[1]) Nach einem (nicht veröffentlichten) Vortrage von Herrn Prof. S. Mayer im Vereine „Lotos", 1900.

Anteil des Frontale und des Parietale hervor; als feines, rotes Stäbchen schimmert rückwärts jederseits das Pterygoid durch die Haut hindurch; an den Extremitäten sind alle in diesem Stadium vorhandenen knöchernen Anteile gut sichtbar; zieht man die Haut ab, so kann man auch die übrigen Knochen, z. B. die Wirbelkörper, rot gefärbt erblicken. Die Gesamtfarbe der Larvenhaut ist eine braungelbe.

Untersucht man nun das Hautepithel mikroskopisch, so zeigt es sich, das auch das histologische Bild, wie das makroskopische, ein ganz eigenartiges, nur diesem Farbstoffe allein zukommendes ist. Auch hier handelt es sich um keine Färbung besonderer Inhaltseinschlüsse der Zellen; die letzteren erscheinen vielmehr im Ganzen leicht gelblich gefärbt. Aber zwischen ihnen, in den Intercellularlücken, sind zahlreiche, kleinste, braunrote Körnchen enthalten, welche in regelmässigen Abständen voneinander, die Intercellularlücken erfüllen und einen förmlichen Ausguss derselben, an die bekannten Silberbilder in Endothelien erinnernd, darstellen. Das äusserst zierliche Bild hiervon das Fig. 13 darstellt, stammt von einer Zone der Kopfhaut, an welcher pigmentkörnchenreiche Zellen mit pigmentarmen, aber Flimmer besitzenden (F Z) abwechseln.

Wie diese Reaktion entstand, ob der Farbstoff durch die in den Intercellularlücken enthaltene Substanz selbst aus der Lösung in Körnchenform gefällt wurde, oder aber, ob er die Zellen passierte, von ihnen in Körnchenform in die Intercellularräume secerniert wurde, oder endlich, ob er an präexistente, in den letzteren befindliche sonst farblose Körnchen[1]) gebunden

[1]) Man könnte da an die von Reinke (1894) beschriebenen und abgebildeten knopfartigen Verdickungen der Intercellularbrücken denken. Sie wurden zuerst von Bizzozero gesehen und die Litteratur hierüber kürzlich des Genaueren von Weidenreich (Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 56, 1900) besprochen.

wurde — zwischen all diesen denkbaren Möglichkeiten ist eine sichere Entscheidung nicht möglich.

Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass die zuletzt beschriebene Reaktion nicht konstant an allen Hautbezirken und ferner zumeist erst nach Anwendung von Lösungen eintritt, die infolge ihrer Konzentration bei längerer Einwirkung auf die Larven giftig sein können. Der ersterwähnte Umstand weist darauf hin, dass ihr Zustandekommen wesentlich von besonderen funktionellen Zuständen des Hautepithels abhängt.

Die letzte, ihrer Bedeutung nach aber wichtigste Gruppe von Farbstoffen wird durch folgende Vertreter repräsentiert: Bismarckbraun (Vesuvin oder Manchesterbraun); Methylenblau rectific. und B. X.; Neutralrot; Neutralviolett; Nilblausulfat und Nilblauchlorhydrat[1]).

Das Vesuvin, ein einfach basischer Azofarbstoff, übt in starker Lösung einen ähnlichen Einfluss auf die Larven aus, wie das in dieselbe chemische Gruppe von Farbstoffen gehörige, aber einfacher zusammengesetzte Chrysoidin: Die Tiere können in einer solchen Lösung rasch, oft schon in wenigen Minuten, intensiv gefärbt werden, liegen aber dann vollkommen regungslos auf dem Rücken und sterben, in der Farblösung belassen, bald ab. In reines Wasser gebracht erholen sie sich dagegen rasch, behalten den Farbstoff bei und sind im Übrigen, trotz intensiver Färbung vollkommen normal. Die Fig. 5 stellt eine solche mit Bismarckbraun, aber durchaus nicht mit der grösstmöglichen Intensität gefärbte Larve dar; je nach der angewandten Farblösung kann die Hautfarbe vom tiefsten Braun bis zum Hellgelb schwanken. Die Nuance der Färbung ist hier wie bei

---

1) In Bezug auf die Litteratur über die ersterwähnten Farbstoffe verweise ich auf meine, Eingangs citierte Arbeit; auf das Neutralviolett bin ich durch eine Angabe von Michaelis, auf die beiden Nilblauverbindungen durch die Arbeiten von Loisel aufmerksam gemacht worden.

den übrigen Stoffen an verschiedenen Körperstellen eine verschiedene; es hängt das von dem Gehalt der Epithelzellen der betreffenden Hautregion an Pigmentkörnchen, sowie von der Art und eventuellen Färbung der unter dieser Hautstelle gelegenen Gebilde ab. — In reinem Wasser aufgezogen behalten die Tiere auch monatelang den Farbstoff bei, ohne auch nur eben sichtbare Spuren von ihm an das Medium abzugeben. Später ändert sich der Ton der Färbung etwas, indem er mehr gegen rot hinneigt; intensiv gefärbt können aber die Larven bis zu ihrer Metamorphose erhalten werden; um diese Periode erleiden sie Veränderungen, die ganz analog den später vom Neutralrot geschilderten sind.

Ohne jeden ersichtlichen Schaden können weit grössere Mengen als vom Vesuvin von dem zur Gruppe der Thiazine gehörenden Methylenblau rectific. aufgenommen werden. (Das Methylenblau B. X. wird weniger gut vertragen und liefert auch keine so klaren histologischen Bilder, weshalb im weiteren nur das erstere berücksichtigt werden soll.) Die angewendete Lösung muss sogar ziemlich stark sein. Die Larven werden in ihr rasch lebhaft grün gefärbt, wie sie Fig. 6 zeigt. An den pigmentarmen Hautstellen ist die Farbe blau (bis violett); die Flimmerzellen enthaltenden Regionen sind heller als ihre Nachbarschaft. — Obzwar Methylenblau auch in starken Lösungen vertragen wird, darf der Konzentrationsgrad derselben doch eine gewisse Grenze nicht überschreiten, wenn die Tiere nicht geschädigt werden sollen. — In reines Wasser versetzt, verhalten sie sich vollkommen normal und verlieren erst nach monatelangem Aufenthalt ihre grüne Färbung. Da der Farbstoff hierbei anscheinend nicht an das Wasser abgegeben wird, so handelt es sich bei dieser Aufhellung wahrscheinlich um eine chemische Zersetzung desselben im Larvenkörper selbst.

Das zur Gruppe der Eurhodine gehörige Neutralrot dürfte der geeignetste Stoff zur vitalen Färbung sein. Mit ihm wurden

denn auch die meisten Versuche angestellt und ist die Beobachtungsdauer der damit gefärbten Larven die längste (fast 11 Monate).

Es wird, ohne zu schaden, rasch und in so bedeutenden Mengen aufgenommen, dass die Larven dunkelrot, ja fast schon schwarz erscheinen können. Einen mittleren Färbungsgrad weist die in Fig. 7 gezeichnete Larve auf; bei schwacher Färbung ähneln die Larven den mit Vesuvin behandelten (Fig. 5). — Das Neutralrot wird, so wie ich das auch an Echinodermeneiern beobachten konnte, selbst aus schwachen Lösungen begierig aufgesogen, die Zellen beladen sich damit in der ihnen überhaupt möglichen intensivsten Weise. Ist einmal diese Affinität der Zellen zu dem Farbstoffe befriedigt, so verändern sich die Larven nicht mehr, auch wenn man sie, was ohne Schaden geschehen kann, auch weiterhin tagelang in starken Lösungen hält. Sie geben aber anderseits den Farbstoff, wenn man sie in reines Wasser bringt, nicht wieder ab. Nur unmittelbar nach ihrer Versetzung in das ungefärbte Wasser wird eine Spur desselben abgegeben — wahrscheinlich nur die überschüssige, diffus im Gewebe enthaltene Menge desselben. Dann aber bleiben die Tiere unverändert und auch das histologische Bild ändert sich nicht, selbst noch Monate nach vollzogener Färbung findet sich das Neutralrot an dieselben Elemente und in derselben Weise in den Zellen gebunden vor, wie zu Beginn des Versuches. Erst gegen Ende der Larvenperiode ändert sich dies. Die Pigmentierung der oberflächlichen Epithelschichte nimmt zu und in gleichem Masse schwindet aus ihr die rote Farbe, erhält sich aber noch in den tieferen Lagen (Fig 44, Taf. XLI). Fünf bis sechs Monate nach vollzogener Färbung sind die Larven immer noch, besonders an gewissen Körperteilen, lebhaft rot gefärbt (Fig. 8) und namentlich die pigmentarmen Hautstellen behalten den Farbstoff sehr lange bei; so weisen z. B. die Nasen- und Schnauzenregion auch noch nach 7 bis

8 Monaten, wo die meisten anderen Hautbezirke infolge ihrer Pigmentierung den roten Farbenton verloren haben (wenn sich auch in der tiefen Epithellage noch immer das Neutralrotbild nachweisen lässt), eine sehr deutliche Rötung auf. Zur Zeit der Metamorpohse schwindet dann das Neutralrot durchwegs; die jetzt den normalen (ungefärbten) vollkommen gleich sehenden Larven vermögen sich aber, in neue Farblösung gebracht, wiederum mit dem Farbstoff zu beladen, allerdings weniger als früher von seite ihrer oberflächlichen, jetzt stark pigmentierten Epithellage.

Trotz dieser grossen Affinität der Larvenzellen zu dem Neutralrot ist das letztere dennoch kein für das normale Zellleben absolut indifferenter Körper: Die mit ihm gefärbten Tiere bleiben, bis zum Ende der Larvenperiode, ihren gleich alten, aber ungefärbt gebliebenen Genossen gegenüber um fast ein Drittel der Körpergrösse zurück [1]). Auch wird bei ihnen der Eintritt der die Metamorphose einleitenden Veränderungen erheblich verschoben — mindestens um drei Monate; sie sind ausserdem sehr viel empfindlicher und erfordern eine weit grössere Sorgfalt während ihrer Aufzucht. — Ist der Farbstoff (zur Zeit der Metamorphose) aus dem Larvenkörper geschwunden, so wachsen die Tiere ziemlich rasch wieder zu ihrer normalen Grösse heran.

Das dem Neutralrot sehr ähnlich zusammengesetzte Neutralviolett bewirkt eine dem ersteren ganz ähnliche Färbung, der aber ein brauner Ton beigemengt ist. Es ist aber durchaus nicht so unschädlich und kann in stärkerer Lösung direkt tödlich wirken. Auch wird es nur einige Tage hindurch mit

[1]) Zum Teil mag das allerdings auch darauf zurückzuführen sein, dass sie nicht so gut ernährt werden können wie ungefärbte Tiere, weil sie das ihnen gereichte Futter infolge ihrer rotgefärbten Cornea weniger gut sehen und danach schnappen können.

der ursprünglichen Intensität behalten, dann blassen die Larven zusehends ab.

Ausserordentlich rasch und intensiv lässt sich aber eine Färbung mit dem Nilblausulfat erzielen (Fig. 9); die Tiere können so tief dunkelblau gefärbt werden, dass sie, aus einiger Entfernung gesehen, vollkommen schwarz erscheinen. Eine so intensive Beladung mit dem Farbstoffe ist allerdings nicht unschädlich, es kann dabei zu Maceration des Epithels, besonders an der Schwanzflosse und im Anschlusse daran zur Atrophie der letzteren kommen. Geringere Färbungsgrade werden leicht ertragen, aber der Farbstoff wird überhaupt nicht lange behalten: In ungefärbtes Wasser gebracht, werden die Larven sehr bald hellblau, dann so grün wie die Nilblauchlorhydratlarven (Fig. 10), um später allmählich auch diese Farbe zu verlieren. Auch hier scheint es sich um Zersetzung oder Resorption des Farbstoffes im Larvenkörper selbst zu handeln, da nichts von ihm, wenigstens in sichtbarer Menge, nach aussen abgegeben wird.

Auch das Nilblauchlorhydrat wird gut vertragen. In warmem Wasser gelöst, liefert es eine violette Flüssigkeit, in welcher die Larven nicht in so reinem Grün gefärbt werden, wie in der kalten, blauen Lösung (Fig. 10). Wie sonst, ist auch hier die Nuance der Färbung nicht an allen Körperstellen die gleiche; ganz besonders scharf hebt sich aber beim Nilblauchlorhydrat, wenigstens bei intensiver Färbung, die violette Farbe des Schwanzes von dem Grün des übrigen Körpers ab (Fig. 10). In reines Wasser gebracht, blassen die selbst bis zum Blau färbbaren Larven rasch bis zu dem in der Figur dargestellten Grün ab, behalten aber diesen Farbenton, im Gegensatze zu den mit dem vorher besprochenen Farbstoffe tingierten Larven, sehr lange völlig unverändert bei, und entwickeln sich dabei in normaler Weise weiter. —

Überblickt man die zuletzt besprochene Gruppe von Farbstoffen in Hinsicht auf ihre biologischen Wirkungen, so fällt

vor allem der Umstand auf, dass sie, einmal in den Larvenkörper eingedrungen, zumeist mit ausserordentlicher Zähigkeit festgehalten werden; obzwar diese Überladung mit dem Farbstoffe für die Tiere in keinem Falle ganz gleichgültig sein dürfte, wird sie doch ohne ersichtlichen bedeutenderen Schaden ertragen und verhindert anscheinend keine der normalen Funktionen. Die Bedeutung dieser Umstände der späteren Erörterung überlassend, müssen wir vorher noch die genauere Kenntnis jener Formen gewinnen, mit welchen die Farbstoffe selbst an die lebende Zelle gebunden sind.

Bei der Beschreibung der histologischen Bilder soll vom Methylenblau (rect.) ausgegangen werden, dessen Wirkungen durch die Figuren 15—23 (Taf. XXXVIII/XXXIX) dargestellt sind[1].

Die Figur 15 entstammt einer Stelle der Kopfhaut, deren oberflächlich gelegene Epithelzellen ziemlich viele Pigmentkörnchen enthielten. Während diese normaler Weise einen braunen bis schwarzen Farbenton besitzen, fällt an denen unserer Larve eine intensive, sattgrüne Färbung auf. Sie ist nicht vielleicht auf den Umstand zurückzuführen, dass die unter der oberflächlichen Epithelschichte gelegenen Zellen von der blauen Farblösung durchtränkt sind und nun die über ihnen befindlichen, normal gebliebenen Pigmentkörnchen über dem blauen Untergrunde grün erscheinen — eine solche Färbung der tieferen Zelllagen ist nicht vorhanden und die Pigmentkörnchen sind auch in einzelnen, isolierten Epithelzellen deutlich grün gefärbt. Es handelt sich also hierbei um eine direkte Umfärbung der Pigmentkörnchen. — In diesen pigmentierten Epithelzellen lassen sich ferner nur bei intensiver Färbung einzelne spärliche Granula nachweisen, welche sich mit dem Methylen-

[1]) Bei jedem Farbstoffe wird zunächst die Wirkung auf Larven von Salam. mac., dann auf die der beiden anderen untersuchten Arten besprochen werden

blau blau gefärbt haben. In dieser Zellart besitzen demnach nur die Pigmentkörnchen eine grössere Affinität zu dem Farbstoffe, sie nehmen ihn leicht auf, ändern aber dadurch ihre Eigenfarbe[1]).

Im Gegensatze zu dieser Reaktion der pigmenthaltigen Epithelzellen bleiben die pigmentfreien fast völlig unverändert und weisen zumeist gar keine mit dem Methylenblau gefärbte Inhaltseinschlüsse auf. Hiervon macht nur das Epithel der Cornea eine Ausnahme: Seine oberflächliche, vollkommen pigmentfreie Epithelschichte enthält in unregelmässiger Zahl und Anordnung blau gefärbte Granula. —

In der Mitte der soeben besprochenen Figur fällt eine Zelle auf, deren Beschaffenheit der oben gegebenen Darstellung zu widersprechen scheint: Sie enthält zahlreiche, mit Methylenblau intensiv gefärbte Granula. Solche Zellen lassen sich bei aufmerksamer Untersuchung der mit Methylenblau gefärbten Larven an zahlreichen Regionen der Haut nachweisen. Sie heben sich durch die hellere Beschaffenheit ihres Zellleibs, sowie ganz besonders durch ihre grossen, regelmässigen und hellblau gefärbten Granula von ihrer Umgebung gut ab. Eine nähere Untersuchung ergiebt, dass es sich um Zellen handelt, welche unter der oberflächlichen Epithellage von Stelle zu Stelle eingeschoben sind, oft eine Flaschenform besitzen und dann mit ihrem dem Flaschenhalse entsprechenden Anteile sich zwischen die oberste Zelllage[2]) einschieben. Sie sind vollkommen frei von Pigmentkörnchen und besitzen einen, oft beträchtlich grossen,

1) O Schultze giebt an, dass bei Frosch- und Tritonlarven der Farbenton der dunklen Pigmentkörnchen in den verästelten Zellen der Haut stellenweise ein blauschwarzer, der der grünlichen Pigmentzellen ein hellblauer wird. Auch in anderen Punkten (Aufquellung und Verschmelzung der Granula u. a.) weichen seine Angaben etwas von den meinigen ab. Es wird das wohl auf den Unterschied des Materiales und der Intensität der Färbung zurückzuführen sein.

2) Auf den Figuren sind sie mitten in diese selbst gezeichnet, da es sich hier um Flächenbilder handelt.

regelmässig geformten Zellleib. Ihr Vorkommen und ihre Ausbreitung in den einzelnen Hautbezirken sind ganz gesetzmässig. Sie fehlen an jenen Stellen, welche Flimmerzellen besitzen, gänzlich, erscheinen daher auch erst in jener Larvenperiode, in welcher das ursprünglich allgemeine Flimmerepithel an den meisten Körperstellen zu verschwinden beginnt. Dann aber findet man sie nicht nur an jenen Orten, an welchen die oberste Epithellage Pigmentkörnchen führt, sondern auch an pigmentfreien Hautregionen. Die Figur 17 stellt ein Stück der Haut des Mundbodens dar; während die pigmentfreien Zellen dieses Hautbezirkes bei dieser Färbung keine blauen Granula aufweisen, tritt die beschriebene Zellart durch den Gehalt an solchen deutlich, in zahlreichen Exemplaren, hervor (SZ). Da auf verschiedene Ebenen ihres Durchmessers eingestellt ist, erscheinen sie verschieden gross und kreisförmig oder oval, stets aber regelmässig abgerundet konturiert. Auch die Grösse der Granula variiert nicht unerheblich, wie auch ihr Farbenton Differenzen aufweisen kann; stets aber sind sie kreisrund.

Es sei gleich hier hervorgehoben, dass sich diese Zellart mit allen Zellgranula färbenden Stoffen stets in ganz charakteristischer Weise von ihrer Umgebung abhebt und auf diese Weise überall bequem nachweisen lässt, während dies an fixierten Präparaten weit weniger, wenn überhaupt, möglich ist. Sie ist allem Anscheine nach analog jenen Zellen, die bereits Langerhans beschrieben hat und zwar als helle Elemente, welche sich zwischen die Polygone der oberflächlichen Plattenepithelien einschieben sollen. In Wirklichkeit ist es, wie erwähnt wurde, nur ein Fortsatz ihres tiefer gelegenen Zellleibs, der sich, und zwar wahrscheinlich nur bei besonderen funktionellen Zuständen derselben, zwischen die oberflächlichen Zellen vordrängt. In diesen sogen. Schaltzellen vermag nun Pfitzner, der nach Langerhans der Epidermis der Amphibien eine sorgfältige Untersuchung

gewidmet hat, eine besondere Zellart nicht zu erkennen. Sie sollen, nach ihm, bei Salamanderlarven am besten im ersten Monat entwickelt sein und sich nur durch das Überwiegen ihres senkrechten Durchmessers von den übrigen Epithelzellen unterscheiden; doch sei auch dieser Unterschied ein vorübergehender, da sie sich bald in gewöhnliche Epithelzellen umwandeln sollen. Dem gegenüber[1]) ist jedoch zu betonen, dass die Schaltzellen, wenn auch nicht während der ganzen, so doch während des grössten Teiles der Larvenperiode nachzuweisen sind und dass sie sich, wenn auch morphologisch nicht besonders, so doch sicherlich chemisch, wie ihr Verhalten zu Farbstoffen beweist, ganz wesentlich von ihren Nachbarzellen unterscheiden und eine ganz besondere Zellart repräsentieren. Ob sie sich im weiteren Gange der Entwickelung in gewöhnliche Epithelzellen umwandeln, vermag ich, da ich scheinbaren, rein morphologischen Übergangsformen im Allgemeinen sehr skeptisch gegenüberstehe, nicht zu entscheiden. Doch ist es richtig, dass die Zahl dieser Zellen gegen das Ende der Larvenperiode hin abnimmt und sie daher vielleicht eine Metamorphose in dem obigen Sinne erfahren. An gewissen Stellen dagegen scheinen sie sich, worauf noch hingewiesen werden wird, zu erhalten und sich zu vermehren.

Die von einer pigmentierten Stelle der Rumpfhaut stammende Figur 16 zeigt gleichfalls Schaltzellen. Von besonderem Interesse ist sie jedoch für uns durch den Umstand, dass sie einige der intraepithelialen Pigmentzellen (P) darstellt. Auch sie erscheinen in tiefem Sattgrün, das um so dunkler ist, je mehr

[1]) Vorausgesetzt, dass überhaupt die von Langerhans und Pfitzner gemeinten mit den von mir durch vitale Färbung zur Darstellung gebrachten Zellen ganz identisch sind, was möglicherweise gar nicht der Fall ist. — F. E. Schultze hat die von Langerhans beschriebenen Zellen — in ganz ungerechtfertigter Weise — in eine genetische Beziehung zu den Leydigschen Zellen gebracht und ihnen ferner eine Rolle bei dem Häutungsprozesse zugewiesen.

Pigmentkörnchen neben (oder über) einander liegen. Die den Kern bergende Region der Zelle zeichnet sich, da sie am wenigsten Pigmentkörnchen enthält, durch ihre hellere Färbung vor den übrigen aus. Dort jedoch, wo die Pigmentkörnchen, einen dichten Klumpen bildend, in grosser Menge über einander liegen, resultiert, infolge der völligen Absorption der Lichtstrahlen, Schwarzfärbung der Zelle, wie z. B. in Figur 19: Sie stammt von einer Larve, bei welcher die Fortsätze der intraepithelialen Pigmentzellen durch intensive Bleichung zum Verschwinden gebracht wurden und nur ihr Zellkörper sichtbar blieb (P). Dieser erscheint dort, wo die Pigmentkörnchen dicht zusammengeballt liegen, schwarz, dort, wo sich nur wenige finden, grün gefärbt. Es scheint übrigens auch das Plasma der Zellen selbst ganz leicht (grün) gefärbt zu sein.

Die soeben erwähnte Figur stellt jenes Bild dar, das sich bei Einstellung auf die tiefer gelegene Epithelschicht bietet. Hier treten besonders die Leydigschen Zellen hervor. Sie nehmen, wie aus der Figur ersichtlich, das Methylenblau nur vereinzelt auf; zwar lässt sich durch konzentriertere Lösungen auch eine intensivere Farbstoffaufnahme von Seite dieser Zellen erzielen, doch ist auch sie keine so gleichmässige wie bei den anderen noch zu besprechenden Substanzen. Bei mässiger, die Larven nicht schädigender Färbung sind, wie in der Figur, nur einzelne, verschieden grosse, blaue Inhaltsmassen zu konstatieren, in anderen Fällen eine diffuse Blaufärbung des gesamten Inhaltes der Leydigschen Zellen. Die Aufnahme des Methylenblaus von Seite der Mucingranula erfordert anscheinend einen ganz bestimmten chemischen (funktionellen) Zustand derselben. Dafür spricht auch der Umstand, dass der Farbenton, von welchem diese Aufnahme gefolgt ist, ein ungemein variabler ist. So sind in Fig. 20 die Granula in der oberen der beiden dargestellten Leydigschen Zellen violett, eines fast schon rot, die der unteren teils blau, teils violett gefärbt. Es variiert also

nicht nur Zahl und Form der den Farbstoff annehmenden Gebilde, sondern auch die Färbungsart selbst, es handelt sich oft um eine Metachromasie.

Die Konturen der zwischen den Leydigschen befindlichen übrigen Zellen der tieferen Epithelschichte sind hier nicht sichtbar, da diese feinen Grenzlinien durch die über ihnen gelegene Zelllage, durch welche hindurch sie betrachtet werden müssen, verschleiert werden. Doch lassen sich diesen Zellen entsprechend Anhäufungen blauer Körnchen (Z Z) nachweisen. Die Affinität auch dieser Zellelemente zum Methylenblau ist jedoch, wie diejenige der Mucingranula der Leydigschen Zellen, eine weniger intensive als zu anderen später zu besprechenden Farbstoffen; nur einige, durchaus nicht alle von ihnen, nehmen den Farbstoff an.

Auf den beiden zuletzt besprochenen Figuren sind auch Hautsinnesorgane dargestellt. Die an der freien Seite ihrer Zellen befindlichen Granula sind durch das Methylenblau grün gefärbt worden. Ausserdem aber finden sich bei stärkerer Färbung in dieser Zellart auch blaue Granula vor. — Die Fig. 20 enthält ferner in ihrem oberen Abschnitte eine der subepithelial gelegenen Pigmentzellen; diese letzteren verhalten sich, wie ersichtlich, vollkommen den intraepithelialen analog, d. h. auch ihre Pigmentkörnchen haben durch den Farbstoff eine Umfärbung (zu grün) erlitten. —

In ganz ähnlicher Weise wie die Epithelzellen von Salamandra mac. reagieren die von Rana temporaria. Die Fig. 21 giebt einen Epithelbezirk vom Schwanze wieder; die Zellen enthalten durchwegs sehr viele kleinste Pigmentkörnchen, und da auch sie eine Umfärbung in Grün erlitten haben, so erscheinen die in ihren Dimensionen beträchtlich von einander verschiedenen Zellen im Ganzen grün gefärbt. In einigen allerdings (vgl. die Figur) kann man unregelmässige blaue Flecke wahrnehmen. Nach ihrer Form und Färbung scheinen sie in

den Zellen eingeschlossenen Flüssigkeitsmengen zu entsprechen, welche den Farbstoff aufgenommen haben. Zwischen diese Zellen des Hautepithels sind überall solche eingesprengt, welche sich durch besonders starke Pigmentierung auszeichnen — demgemäss erscheinen sie auch dunkler grün, bis schwarz. Sie besitzen, wie bereits bekannt ist, zahlreiche Flimmerhaare.

In keiner der beiden Zellarten sind jedoch ausser den Pigmentkörnchen andere Elemente (Dotterplättchen, Zellgranula u. a.) mit dem Methylenblau gefärbt. Sie verhalten sich ihm gegenüber passiv. Auch Schaltzellen konnten in dem untersuchten Stadium nicht nachgewiesen werden. —

Die Larven von Siredon piscif. lassen sich in derselben Weise wie die von Salamandra mac. bleichen, wenn das auch nicht immer an allen Exemplaren gleichzeitig gelingt. Im Übrigen aber enthalten ihre Epithelzellen, wenn überhaupt, sehr viel weniger Pigmentkörnchen, als die der beiden anderen Larvenarten. Da aber der Farbstoff auch hier nur von den Pigmentkörnchen angenommen wird, so scheinen die Epithelzellen gegenüber den normalen völlig unverändert zu sein (Fig. 18). An einzelnen Hautbezirken lassen sich zwischen den völlig ungefärbten auch solche Zellen nachweisen, welche intensiv blau gefärbt regelmässig geformte Granula enthalten (Fig. 18) und welche auch etwas tiefer als die übrigen zu liegen scheinen. Es sind Gebilde, welche vollkommen den Schaltzellen bei Salam. mac. entsprechen.

Ganz analog denen von Salam mac. verhalten sich auch die Pigmentzellen von Siredon pisc. Eine intraepitheliale Pigmentzelle (und zwar vom Kiemenepithel) stellt die Fig. 22 dar. Die grüne Färbung der Pigmentkörnchen tritt hier sehr deutlich hervor, da sie sich von dem farblosen Untergrunde gut abhebt. Durch einen Umstand unterscheiden sich aber diese Zellen, öfter wenigstens, von ihren Genossen bei Salam. mac.: Durch den, allerdings wechselnden, Gehalt an blauen Granulis in ihrem

Zellleib (weniger in den Fortsätzen)[1]). — Zwei subepitheliale Pigmentzellen sind in der Fig. 23 abgebildet. Die eine hat durch das Methylenblau eine intensive Grünfärbung ihrer Pigmentkörnchen erfahren, die andere ist vollkommen unverändert geblieben. Diese beiden Zellen repräsentieren die beiden, sowohl bei Siredon, wie bei Salamandra sich vorfindenden Arten subepithelialer Pigmentzellen, welche sich scharf von einander unterscheiden. In einer früheren Arbeit (43) habe ich Reinke gegenüber, welcher behauptete, dass die eine der beiden Zellarten in die andere übergehe, hervorgehoben, dass es sich hier um zwei völlig von einander verschiedene Zelltypen handelt, zwischen denen sich keine Übergangsstufen nachweisen lassen und die sich ausserdem, ihrer physiologischen Reaktion nach, wesentlich von einander unterscheiden: Während die einen, und zwar diejenigen mit braunen Pigmentkörnchen, die sich mit Methylenblau grün färben lassen, durch Licht- und Wärmeeinfluss zu mehr oder minder kugelförmigen Klumpen sich kontrahieren, verhalten sich die anderen (die mit mehr gelblichen Einschlüssen) den gleichen Einflüssen gegenüber vollkommen indifferent. Diesen Unterschieden beider Zellarten vermag ich, nach dem Gesagten, nunmehr auch noch die Verschiedenheit ihrer chemischen Natur hinzuzugesellen: Ihr ungleiches Verhalten demselben Farbstoffe gegenüber.

Ergänzend sei am Schlusse noch darauf hingewiesen, dass nach der Methylenblaufärbung auch in den Muskelzellen und Darmepithelzellen blaue Granula auftreten. Es ist dies schon bekannt. Bei Fröschen hat Arnold die Granula im Muskel vor kurzem beschrieben und diejenigen der Darmzellen waren schon O. Schultze bekannt.

---

[1]) Mit Methylenblau sich färbende Granula hat Arnold in den Pigmentzellen des Mesenteriums des Frosches beschrieben und abgebildet. Die Reaktion unterscheidet sich aber hier wesentlich von der oben beschriebenen.

Die histologischen Bilder, welche die mit Bismarckbraun gefärbten Larven darbieten, sind in mancher Hinsicht wesentlich von den bisher besprochenen verschieden (Fig. 24—34, Taf. XL/XLI).

Untersucht man zunächst eine Hautregion, deren Zellen zahlreiche Pigmentkörnchen enthalten, so ist eine Verfärbung der letzteren nicht wahrzunehmen; sie verhalten sich also dem Bismarckbraun gegenüber vollkommen passiv. Während aber beim Methylenblau keine Färbung besonderer Granula in der erwähnten Zellart nachzuweisen ist, lassen sich jetzt — wie auch, mit den entsprechenden Farbentönen, bei allen folgenden Farbstoffen — in jeder der Zellen mehrere hell- bis dunkel braun gefärbte Granula konstatieren. Noch viel deutlicher und zahlreicher treten dieselben an pigmentfreien Epithelzellen zu Tage, wie solche (von Salam. mac.) in Fig. 24 abgebildet sind. Hier enthält jede der Zellen zahlreiche kleinste, hellbraun gefärbte Körnchen. — Wie mit dem Methylenblau so lassen sich auch mit dem Vesuvin die Schaltzellen als besondere Zellformen darstellen (Fig. 25), besonders dann, wenn der Färbungsgrad des betreffenden Hautstückes ein sehr geringer ist. Während in diesem Falle die eben erwähnten Körnchen in den Epithelzellen noch nicht gefärbt sind, haben die Granula in den Schaltzellen den Farbstoff bereits gierig an sich gezogen (Fig. 25) und treten daher sehr deutlich hervor. — Wird nun etwas intensiver gefärbt, so werden auch zahlreiche andere Granula dunkel tingiert (Fig. 26 u. 27). Ausserdem tritt aber eine sehr merkwürdige Erscheinung zu Tage: Jede untersuchte Hautstelle erweist sich förmlich durchspickt mit einer Menge verschieden dicker, braun bis schwarz gefärbter Krystallnadeln. Auch die Cornea bleibt von ihnen nicht verschont. Die Fig. 26 giebt in ihrer oberen Hälfte das Bild wieder, welches die oberflächliche Epithelschicht der Hornhaut einer solchen Larve darbietet. Wir sehen hier überall, teils zwischen, teils — dies konnte hier wie auch noch anderwärts mit

voller Sicherheit festgestellt werden — in den Zellen selbst gelegene Krystallnadeln; und der gleiche Befund ergiebt sich, wenn man auf die Tiefe des Hornhautepithels (untere Hälfte der Fig. 26) einstellt. Dass die Krystallnadeln in den Zellen selbst gelegen sind, ergiebt sich noch viel klarer aus der folgenden, einer Hautstelle vom Kopfe entstammenden Fig. 27. Sie finden sich hier auch in den Zellen der Hautsinnesorgane und richten sich in ihrer Stellung ziemlich genau nach dem Längsdurchmesser der Zellen, während sie in den gewöhnlichen Epithelzellen der Haut und der Cornea oft unregelmässig gegeneinander verschoben und gekreuzt liegen. — Auch die Leydigschen Zellen entbehren ihrer, wie Fig. 30 zeigt, nicht; ganz besonders zahlreich aber und in regelloser Weise zu einander gestellt enthalten sie die Schaltzellen (S Z), und es ist dieser besondere Reichtum an Vesuvinnadeln geradezu ein für diese Zellart charakteristisches Merkmal. Die Fig. 30, welche diese Verhältnisse darstellt, entstammt der pigmentfreien Haut des Mundbodens; die betreffende Larve war in eine zwar starke Lösung, aber nur für ganz kurze Zeit, gesetzt worden: Während sich die Granula in den Epithelzellen noch nicht gefärbt haben, kam es in den beiden letzterwähnten Zellarten bereits zur Bildung der Nadeln, deren Zahl durch intensivere Färbung, namentlich in den Schaltzellen, sich bedeutend hätte vermehren lassen.

Liesse es sich nicht schon durch die genaue mikroskopische Untersuchung sicher feststellen, dass die Nadeln wirklich in den Zellen selbst liegen, so würde auch schon ihr Verhalten in der soeben besprochenen wie in der Fig. 27 hierfür sprechen: Die Länge der Nadeln richtet sich nämlich genau nach der Grösse jener Zellen, in welchen sie eingeschlossen sind. Sie sind klein in den Epithel- und Schaltzellen, grösser in den Leydigschen, am grössten aber in den Hautsinnesorgan-Zellen. Liegen sie dagegen zwischen den Zellen, wie in Fig. 29, so können sie die verschiedensten Stellungen einnehmen und be-

deutende Längen erreichen, da sie jetzt hieran weit weniger als innerhalb der Zellkörper gehindert werden.

Über die Natur dieser Krystallnadeln vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen. In den Farblösungen von der verwendeten Konzentration konnten sie nicht nachgewiesen, auch nicht durch Zusatz von Säure oder Lauge aus ihnen ausgefällt werden. Sie stellen also wahrscheinlich eine Verbindung des Bismarckbraun mit einem die Zellen und Zellzwischenräume ausfüllenden Körper, vielleicht eine Eiweissverbindung dar, deren chemische Zusammensetzung noch zu ergründen ist.

Eigenartig ist das Verhalten, das die Leydigschen Zellen dem Bismarckbraun gegenüber darbieten. Im ersten Stadium der Färbung, besonders dann, wenn starke Lösungen verwendet wurden, erhält man ein Bild von ihnen, das — allerdings in sehr unvollkommenem Grade — die Fig. 28 wiederzugeben sucht. Die beiden hier gezeichneten Leydigschen Zellen sind im Ganzen leicht gelb gefärbt; von diesem gelben Farbenton hebt sich eine grosse Anzahl tief dunkelbraun gefärbter Striche ab. Bei starker Vergrösserung und bei Einstellung auf verschiedene Ebenen stellen sie sich als die jeweilig in dem betreffenden Gesichtsfelde liegenden Abschnitte von Ringen dar, welche, verschieden gross und in verschiedenster Weise gegen einander gelagert, ein ausserordentlich zierliches und schwer in seine Einzelelemente entwirrbares Bild ergeben; da die Zeichnung naturgemäss nur eine einzige Gesichtsfeld-Ebene berücksichtigen kann, so vermag sie nur ein sehr unvollkommenes Bild des thatsächlichen Verhaltens zu bieten. Die Leydigschen Zellen sind bekanntlich von einer sehr zarten, regelmässig „gefensterten“ Membran umgeben; man könnte danach daran denken, dass die beschriebenen Ringe den Ausguss der Netzzeichnung dieser Membran darstellen. Dagegen spricht schon der Umstand, dass sie in diesem Falle weniger zahlreich und gleichmässiger sein müssten; die genauere Untersuchung ergiebt

aber ausserdem, dass sie unter der Membran, also in den Zellen selbst gelegen sind. Untersucht man ferner die betreffenden Zellen einige Tage nach vollzogener Färbung, so vermag man diese Ringe nicht mehr in ihnen nachzuweisen; sie sind verschwunden, dagegen sind die sogenannten Mucingranula der Leydigschen Zellen selbst in der in Fig. 29 dargestellten Weise gleichmässig gelb gefärbt. Nach diesem Verhalten, sowie nach der Art und Lage der Farbringe, ist ihre Entstehung, aller Wahrscheinlichkeit nach, die folgende: Der Farbstoff, der in die Leydigschen Zellen gelangt, vermag die Mucingranula nicht sofort zu durchtränken; er bleibt eine Zeit lang entweder ausserhalb, und zwar unmittelbar um die Granula herum liegen, oder aber er dringt in das Granulum ein, wird aber in dem Randteile des letzteren, durch die besonderen physikalisch-chemischen Eigenschaften desselben, bei seinem Vordringen aufgehalten und daher konzentriert; auf diese Weise könnte es zur Bildung der Farbringe kommen. Im weiteren Verlaufe der Färbung jedoch dringt der Farbstoff in das Granulum selbst ein und tingiert es in ganz gleichmässiger Weise, aber natürlich mit einer geringeren Intensität als früher den Randteil allein.

Ausser den Leydigschen sind in der Fig. 29 auch noch die zwischen ihnen gelegenen Zellen (ZZ), durch ihnen entsprechende Anhäufungen dunkelbraun gefärbter kleiner Granula kenntlich, ähnliche Körnchen finden sich auch an der freien Seite der Zellen der Hautsinnesorgane.

In den Epithelzellen der Haut der untersuchten Exemplare von Siredon piscif. liessen sich nur vereinzelt Granula mit Bismarckbraun darstellen. Dagegen färbten sich die embryonalen Bindegewebszellen in derselben Weise wie mit dem Neutralrot (s. dasselbe). — Den Larven aller untersuchten drei Amphibienarten gemeinsam waren ferner folgende Reaktionen dem Vesuvin gegenüber: Das Auftreten färbbarer Körnchen in und zwischen den Muskelfasern, das noch beim Neutralrot be-

sprochen werden soll; ferner die Färbung kleinster Körnchen in den Zellen des hyalinen Knorpels[1]). Diese liegen, wie aus Fig. 31 ersichtlich ist, zunächst in einfacher Schichte rings um den Kern; ausserdem aber findet sich in jeder der Zellen, an einer verschieden orientierten Stelle eine grössere Anhäufung derselben und endlich stösst man hin und wieder, auch mitten in der Grundsubstanz selbst, auf grössere, unregelmässig gestaltete Massen, welche vom Vesuvin intensiv braun gefärbt erscheinen (in der Figur an zwei Stellen). Ähnliche Bilder wie die Knorpelzellen liefern die Blutkörperchen und Endothelzellen (Fig. 33, Bl und E). In beiden lassen sich kleine Gruppen intensiv gebräunter Körnchen nachweisen. Speziell die Granula der roten Blutkörperchen sind wohl analog denjenigen, die, unter verschiedener Benennung und Auffassung von Bremer, Dehler, Horsley u. a.[2]) vorwiegend an fixierten Präparaten beschrieben wurden. Der erstere, der die Körnchengruppe ursprünglich als Paranuklearkörperchen bezeichnete, hat sie später, im Anschlusse an Dehler, als das Centrosoma der Erythrocyten angesprochen, eine Deutung, die wohl nicht zu halten ist. Horsley wies sie mit Methylenblau, S. Mayer mit Neutralrot nach.

Das Bismarckbraun wird von Siredonlarven, wenn sie nur schwach gefärbt waren, nach einiger Zeit in geringer Menge abgegeben. Ausserordentlich lange behalten es die embryonalen Bindegewebszellen, wobei der Farbenton ihrer Granula mehr rotbraun wird.

Eines eigentümlichen, an den Kiemen der Amphibienlarven ganz konstant wiederkehrenden Befundes sei noch zum Schlusse

1) Körnchen in den Knorpelzellen sind schon von Schultze, Mayer und Arnold, und zwar nach Methylenblau und Neutralrotfärbung gesehen worden.

2) Die litterarischen Nachweise über ältere ähnliche Befunde von Ranvier, Hayem, Arndt und Neumann finden sich bei Bremer und Horsley, ferner bei Galeotti; ich kann hier auf die Litteratur nicht genau eingehen.

gedacht. In Figur 32 ist ein Kiemenfaden von Siredon piscif. dargestellt; die oberflächlichen, flimmernden Epithelzellen bleiben nach der Färbung der Larve völlig durchsichtig und sind daher — bis auf den Randteil — nicht gezeichnet, ebensowenig das unter ihnen gelegene, von reichlichen Gefässen durchzogene Netz von Bindegewebszellen[1]), wohl aber die schwarzen und gelben Pigmentzellen. Mitten im Gewebe der Kiemenfäden findet man nun, nach der Behandlung mit den verschiedensten Stoffen, mit diesen letzteren intensiv gefärbte unregelmässige Massen (bei × in der Figur), welche verschiedenste Grössen besitzen. Über ihre Natur vermag ich nichts Sicheres nachzuweisen. Es stehen aber diese Befunde vielleicht in einer gewissen Beziehung zu Thatsachen, welche von Dohrn und Schwalbe ermittelt wurden. Der erstere fand, dass sich bei Selachierembryonen in den Wurzeln und Stämmen der hinteren Kiemenvenen „eine durch Karmin gelbrötlich gefärbte Masse“ vorfindet und „dass die ganzen äusseren Kiemenfäden mit einer Dotteremulsion angefüllt waren, in welcher die Blutgefässe nicht nur suspendiert waren, sondern von der jedes sich angefüllt zeigte“. Schwalbe wiederum fand bei Schnitten durch die Kiemen von Salamanderlarven häufig, „namentlich innerhalb des Kiemenkörpers feinkörnig geronnene, durch Karmin leicht tingierte Massen, die aber durch den Mangel an Dotterplättchen und Fettkügelchen die Meinung, als seien sie etwa durch die Thätigkeit der Kiemen selbst aus dem umgebenden Dotterbrei aufgenommen, widerlegten“. Solche vom Farbstoff intensiv gefärbte Massen lassen sich in der That auch an fixierten Präparaten nachweisen. Es handelt sich demnach um Körper, welche sowohl in fixiertem, wie in frischem Zustande eine ausserordentliche Affinität zu Farbstoffen besitzen und die vielleicht, nach den obigen Angaben, aus zersetztem Blute (und seinen Zellen) hervorgegangen sind.

[1]) Im Präparate sind die Granula der letzteren gefärbt.

Die Epithelzellen der Haut von Rana temporaria verhalten sich wesentlich anders als die von Siredon piscif. Bei ihnen färben sich schon in ganz schwachen Lösungen in fast allen Zellen gewisse Granula (Figur 34). Diese unterscheiden sich durch ihre hellgelbe Farbe sehr gut von den dunklen, unver ändert gebliebenen Pigmentkörnchen dieser Zellen. Je pigmentierter die letzteren sind, desto weniger färbbare Granula scheinen sie zu enthalten. Es färben sich aber stets nur einige, nicht alle in den Zellen sichtbare Granula, wiewohl sie sich im ungefärbten Zustande weder durch verschiedene Grösse und Form, noch durch sonstige Umstände von einander unterscheiden. Bei dem Zustandekommen histologischer Färbungen (allerdings fixierter Präparate) spielt, nach Fischer, die verschiedene Grösse der Granula, eine bedeutsame Rolle. Hier aber sind Granula gleicher Grösse teils gefärbt worden, teils farblos geblieben. Die Färbung ist also eine elektive, nur Granula einer bestimmten Art nehmen den Farbstoff an, bezw. weisen sie ihn zurück. —

Wenn ich nunmehr an der Hand einiger Figuren zur Besprechung der Wirkungen des zur vitalen Färbung ganz besonders günstigen und wohl die schönsten Bilder liefernden Neutralrot übergehe, so möchte ich zunächst gleich von vornherein bemerken, dass hier ganz besonders, noch mehr als bei den anderen Farbstoffen, keine Zeichnung die ausserordentliche Schönheit eines gelungenen Präparates ganz wiederzugeben vermag. Wie sich das Bild eines mit Neutralrot (an der lebenden Larve) gefärbten Hautstückes bei schwacher Vergrösserung präsentiert, davon kann annähernd die Figur 57 auf Taf. XLII/XLIII eine Vorstellung geben. Durch die oberflächliche, von zahlreichen kleinen Granulis dicht erfüllte Zelllage leuchten hier die intensiv gefärbten Zellkörper der Leydigschen Zellen hervor; an ein-

zelnen Stellen durchbrechen die zart rosa gefärbten Hautsinnesorganzellen das lebhafte Rot der obersten Epithellage, von welchen sich die schwarz gebliebenen intra-[1]) und subepithelialen Pigmentzellen scharf abheben. (Die Granula der Schaltzellen sind an diesem Präparate blau gefärbt, worüber noch Näheres berichtet werden wird.) Dieses Bild erleidet an den verschiedenen Hautbezirken mancherlei Variationen; denn einmal wechselt bei ihnen Zahl und Anordnung der Leydigschen und der Pigmentzellen, sowie der Hautsinnesorgane; ferner aber ist auch das färberische Verhalten der oberflächlichen Epithellage selbst an verschiedenen Körperstellen ein verschiedenes, an derselben Stelle aber ein konstantes. Schon an der ungefärbten Larve lässt sich zeigen, dass die Grösse und der Pigmentgehalt dieser Zellen an verschiedenen Hautstellen verschieden sind, wofür ich früher (46) einige Beispiele beigebracht habe. Diesen Verschiedenheiten stehen analoge, für die betreffenden Hautregionen aber konstante Variationen der Granulierung zur Seite.

Den einen dieser Typen der Granulierung giebt die Fig. 35 (Taf. XLI) wieder, das Bild einer vor und unter dem Auge befindlichen Hautregion. Der Granulierung nach kann man hier zwei Zellarten unterscheiden. Bei der einen erfüllen die mit dem Neutralrot gefärbten, fast gleich grossen und runden Granula den Zellleib nahezu vollständig und lassen nur seinen peripherischen Anteil frei; bei der anderen umgiebt ein peripherischer Ring von Körnchen eine centrale, von ihm durch einen verschieden breiten Zwischenraum getrennte, Granulagruppe. Dieser letzte Typus kann an einer Hautregion (z. B. zumeist unter und hinter dem Auge) auch ausschliesslich vorhanden sein; da dies aber nicht bei allen Larven oder zu allen

---

[1]) Zwischen ihren ungefärbt gebliebenen Pigmentkörnchen lassen sich übrigens bei günstiger Lage der Zellen und entsprechend starker Vergrösserung feinste, rot gefärbte Granula nachweisen.

Zeiten der Fall ist, vielmehr dieselbe Hautregion, zu einer gewissen Zeit untersucht, auch den anderen Typus aufweisen kann, und endlich beide Typen (wie auch in der Figur) gleichzeitig neben einander vorkommen können, so ist es wahrscheinlich, dass sie nicht zwei von einander verschiedenen Zellarten, sondern nur zwei verschiedenen Funktionszuständen einer und derselben Zellart entsprechen.

Eine besondere Form der Granulierung weisen die im Hautepithel sich findenden Flimmerzellen auf. In Bezug auf die Topographie der, Flimmerzellen enthaltenden Bezirke verweise ich auf meine bezüglichen früheren Angaben und will hier nur jene Region näher besprechen, welche diese Verhältnisse am besten demonstriert.

Es ist das jene um die Nasenöffnung befindliche, reich mit Flimmerzellen durchsetzte, kreisförmige Zone, deren schon bei den Violettfarben Erwähnung geschah. Das Bild, das sie bei schwacher Vergrösserung darbietet, ist in Fig. 46 (Taf. XLII) wiedergegeben. Sie setzt sich, wie ersichtlich, aus zwei Zellarten zusammen; die eine bildet bei der gewählten Vergrösserung gleichmässig und intensiv rot gefärbte Polygone, während die Elemente der anderen sich durch ihre helle Farbe scharf von der ersteren abheben. Alle diese hell erscheinenden Zellen sind, wie die Untersuchung mit starker Vergrösserung lehrt, Flimmerzellen. Ihre Zahl nimmt von der Peripherie der Kreiszone gegen die Nasenöffnung (N) hin zu, die letztere selbst enthält bereits durchwegs flimmernde Zellen. Die stark rot gefärbten Zellen dagegen sind die gewöhnlichen flimmerlosen Epithelzellen. — Diese verschiedene Reaktion der beiden Zellarten des Hautepithels lässt sich nicht nur beim Neutralrot, sondern bei allen vital (d. h. Granula) färbenden Stoffen nachweisen; stets nehmen die Flimmerzellen den Farbstoff weniger auf als die übrigen Epithelzellen. — Bei entsprechend starker Vergrösserung untersucht zeigt es sich (Fig. 36, Taf. XLI), dass auch die Flimmerzellen

der das Neutralrot (oder andere vitale Farbstoffe) annehmenden Granula nicht entbehren. Allein sie sind in weit geringerer Menge als in den übrigen Zellen vorhanden und liegen überdies nur in einer tieferen, den Kern ringförmig umgebenden Zone des Zellleibs. Ausserordentlich zahlreich sind dagegen die Granula der übrigen Zellen; die in Fig. 36 dargestellte Menge derselben ist eine viel zu geringe, in Wirklichkeit liegen (was zeichnerisch nicht wiederzugeben war, da sonst die Farbenpunkte in einander geflossen wären) die Granula vollkommen dicht aneinander, so dicht, dass sie den Zellleib fast vollständig auszufüllen scheinen und jedenfalls nur eine äusserst geringe Menge von Zwischensubstanz ausser ihnen vorhanden sein kann. Im Gegensatz zu den Flimmerzellen ist demnach der Körper dieser Zellart nahezu vollständig von einer in Granulaform angeordneten Substanz erfüllt, welche zu den vital färbenden Stoffen die lebhafteste Affinität besitzt. Jenen Stoffen gegenüber, welche keine Granula färben, wie z. B. die Violettfarben, verhalten sich dagegen diese beiden Zellarten, wie bereits mitgeteilt wurde, gerade umgekehrt: Die Flimmerzellen werden von ihnen intensiver, aber nur diffus (nicht durch Hervorhebung bestimmter Zellelemente) gefärbt. Es ist dies vielleicht darauf zurückzuführen, dass die Farbstoffe der letzteren Art nur die zwischen den Granulis enthaltene, also in den granulaarmen Flimmerzellen reichlichere Zwischensubstanz tingieren, während diese von den granulafärbenden Stoffen unbeeinflusst bleibt.

Der linke Randabschnitt der Fig. 46 weist übrigens keine Flimmerzellen, sondern nur die intensiv gefärbte Zellart auf. Im Anschluss an die erwähnte kreisförmige Zone um die Nasenöffnung besteht nämlich das nach vorne (gegen die Schnauze) zu gelegene Hautgebiet durchwegs nur aus dieser besonderen, den Epithelzellen an anderen Körperstellen auch an Grösse — im Flächenbilde wenigstens — nachstehenden Zellart. — Sowohl

in ihr wie auch in den Flimmerzellen finden sich Pigmentkörnchen vor, die jedoch über den Granulis, dicht unter der freien Zelloberfläche liegen. Die Menge dieser Körnchen ist an dieser Hautregion, auch an ungebleichten Larven, keine bedeutende, namentlich die Flimmerzellen enthalten, wie auch sonst, nur wenige und etwas tiefer[1]) als bei der anderen Zellform gelegene Pigmentkörnchen. Im Allgemeinen lässt sich — von der besonderen Reaktion der Flimmerzellen abgesehen — sagen, dass zwischen dem Gehalt einer Zelle an Pigmentkörnchen und an färbbaren Granulis eine Wechselbeziehung in dem Sinne besteht, dass der Reichtum an Zelleinschlüssen der einen mit Armut an solchen der anderen Art verbunden ist. Während die pigmentkörnchenarme Zellart in der Umgebung der Nasenöffnung ausserordentlich viele Granula enthält, weisen die pigmentreicheren Zellen der Fig. 40 (Taf. XLI), welche einer über und hinter dem Auge gelegenen Hautstelle entstammen, eine weit geringere Zahl derselben auf. Mitten unter ihnen fällt eine pigmentfreie, durch ihre Form und durch ihre besondere Granulierungsart auch beim Neutralrot sich scharf charakterisierende Schaltzelle auf.

Noch pigmentreicher und demgemäss auch granulaärmer sind die Zellen der beiden, Hautstellen des vorderen Teiles des Rumpfes entstammenden Figuren 42 und 43. An den in ihrer Mitte dargestellten durch ihren Pigmentgehalt völlig schwarz erscheinenden Zellen ist auch bei Einstellung auf die verschiedensten Ebenen kein einziges gefärbtes Granulum wahrzunehmen. Diese, allerdings ziemlich seltenen Gruppen abnorm stark pigmentierter Zellen finden sich stets in der in den beiden Figuren gezeichneten Form und Lage vor: Zwei oder drei grössere, aber ihren normal pigmentierten Nachbarn doch noch an Grösse beträchtlich nachstehende, sehr stark pigmentierte

---

1) Sie liegen unter den Basalkörperchen der Flimmerhaare.

Zellen umgeben eine aus ungewöhnlich kleinen, ausserordentlich pigmentreichen Elementen bestehende Zellgruppe. Form und Pigmentgehalt dieser Gebilde erwecken den Eindruck, dass es sich um abnorme, vielleicht pathologische Zustände der betreffenden Zellregion handelt, und speziell die Zahl und abnorme Kleinheit der letzterwähnten Zellgruppe lässt es nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass sie entweder durch rach aufeinander folgende oder aber — möglicherweise — vielleicht durch pluripolare Teilungen der benachbarten, gleichfalls stärker als normal pigmentierten Zellen hervorgegangen ist.

Die bisher besprochenen Zellarten entstammten den dorsalen und seitlichen Hautregionen, welche normalerweise durchwegs, wenn auch in verschiedenem Grade, Pigmentkörnchen enthalten. Frei von den letzteren sind dagegen, wenigstens bei gebleichten Larven und in gewissen Entwickelungsperioden, die ventral gelegenen Hautbezirke. Entsprechend ihrem Pigmentmangel erweisen sich denn auch die Zellen der ventralen Bauchwand reich an färbbaren Granulis, wenn auch weniger reich als jene vor und um die Nasenöffnung gelegenen Zellen, welche überhaupt von keiner anderen Zellart in dieser Hinsicht erreicht, geschweige denn übertroffen werden. Das eigenartige Bild der Fig. 39 erhält man von der ventralen Bauchhaut sehr junger, aus dem Uterus herausgeschnittener Larven, welche hier noch einen Rest des ursprünglichen Dottermateriales erkennen lassen. An dieser Hautstelle vermag man die sonst überall deutlichen Zellgrenzen nicht aufzufinden; dass ein Syncytium hier vorliegt, folgt natürlich hieraus nicht, die Erscheinung erklärt sich wohl daraus, dass die Zellen ungemein dicht aneinander liegen, und besonders in ihren Randteilen durch den eigenartigen Bau ihres Plasmas eigenartige, für eine Untersuchung im lebenden Zustande wenig günstige Lichtbrechungsverhältnisse darbieten. Dass das Plasma dieser Zellen von dem der übrigen verschieden sein dürfte, erhellt schon aus ihrem reichen Gehalt an Dotterplättchen

(D), die sich dem Neutralrot gegenüber vollkommen passiv verhalten und, verschieden gross, überall im Präparate nachgewiesen werden können. Sind nun auch die Zellgrenzen selbst nicht wahrzunehmen, so vermag man dennoch die Grösse der Zellen annähernd aus der Gruppierung der zahlreich vorhandenen Neutralrot-Granula zu ermitteln und zu sagen, dass sie eine zwar sehr variable, im Allgemeinen aber eine bedeutende ist, und im Mittel die an anderen Hautbezirken konstatierbare weit übertrifft. Die Granula selbst lassen, wie aus der Figur ersichtlich, die von Dotterkörnchen durchsetzte Randschichte[1]) des Zellleibs, sowie die centrale, den Kern bergende Zone frei. Mitten unter die Granula selbst sind jedoch auch Dotterplättchen eingesprengt.

Auch die Zellen der Haut an der ventralen Fläche des Kopfes sind frei von Pigmentkörnchen. Allein ihr Gehalt an färbbaren Granulis ist kein so bedeutender wie der der soeben besprochenen Zellart. Ist die Färbung der Larve mit dem Neutralrot nur eine geringgradige, so können sie sogar frei von gefärbten Granulis befunden werden. Das Präparat, das der Fig. 37 zu Grunde lag, stammte von einer so schwach gefärbten Larve; es ist (von oben nach unten) die Übergangszone der seitlichen in die ventrale Kopfhaut dargestellt. Während die weiter dorsalwärts gelegenen Zellen gefärbte Granula enthalten, und zwar um so mehr, je weiter nach oben zu sie liegen, enthalten die ventralen Zellen keine. Wenn sich auch durch die Versetzung dieser Larven in eine stärkere Farblösung oder durch ihr längeres Verweilen in einer schwächeren Lösung eine Aufnahme des Farbstoffes von Seiten der ventralen Zellen, und dem entsprechend eine intensivere Färbung der weiter dorsal-

[1]) In der Mitte des rechten Randes der Figur ist gerade diese Randschichte an einer Zelle im Gesichtsfelde gelegen, sodass nur die hier befindlichen Dotterelemente, aber keine gefärbten Granula (bei dieser Einstellung des Tubus) sichtbar waren.

wärts gelegenen, hätte erzielen lassen, so weist doch dieses verschiedene Verhalten darauf hin, dass auch hier dem Unterschiede in topographischer Beziehung ein Unterschied im chemischen Baue der Zellen entspricht, den man, ihrem histologischen Charakter nach, kaum in diesem Grade hätte vermuten können. Besässen die ventralen Zellen die gleiche histologisch-chemische Zusammensetzung wie die dorsalwärts gelegenen, oder, genauer ausgedrückt, hätten die Granula, die sie ja zweifellos besitzen, eine gleich grosse Affinität zu dem Farbstoffe, so hätten sie auch hier sich tingieren müssen, da ihnen das Neutralrot jedenfalls in gleich ausgiebiger Menge zur Verfügung stand. Das Letztere beweist, wenn das überhaupt noch bezweifelt werden könnte, schon der Umstand, dass die Granula in den Schaltzellen, welch letztere auch dieser Region nicht fehlen[1]), bei dieser Larve intensiv gefärbt waren und daher diese Zellart deutlich hervortreten liessen.

Ehe ich zur Besprechung des Verhaltens der in der Tiefe gelegenen Epithelzellen der Haut übergehe, soll vorerst noch die Reaktion der Zellen des Epithels der Hornhaut erwähnt werden. Wie die Fig. 38 zeigt, enthalten die oberflächlich gelegenen Zellen desselben eine grössere Menge von Granulis, welche jedoch stets den Randteil der Zellen frei lassen. Bei Einstellung auf die tiefere Lage zeigt sich dagegen (Fig. 41) ein den Kern umgebender Kreis von Granulis.

Die Untersuchung der Cornea, sowohl der gefärbten, wie auch der normalen (ungefärbten) Larven von Salam. mac. ergiebt übrigens noch einen ganz eigenartigen Befund. Sowohl in der tiefen, wie in der oberflächlichen Zelllage lassen sich

[1]) Auf der der Zeichnung zu Grunde liegenden Stelle, befand sich zufällig keine dieser Zellen und so konnte sie auch nicht dargestellt werden; dagegen fanden sie sich in der Nachbarschaft zahlreich vor (vgl. Fig. 17, Taf. XXXVIII, wo diese Zellen an der gleichen Region mit Methylenblau gefärbt sind).

teils in, teils auch zwischen den Zellen zahlreiche Ringe von verschiedener Grösse nachweisen (vgl. Figg. 38 und 41 S Tr). Ihre Zahl und Anordnung ist eine sehr variable; Form und Lage sprechen dafür, dass sie Flüssigkeitstropfen darstellen, welche in und zwischen den Zellen gelagert sind, und welche wahrscheinlich von den letzteren selbst, bei ihren Stoffwechselvorgängen, produziert wurden (Sekrettropfen). Da sie sich Farbstoffen gegenüber durchwegs ablehnend verhalten, so stellen sie wahrscheinlich Tropfen dar, welche nicht einfach aus einer wässerigen, sondern aus einer mehr öligen Flüssigkeit bestehen. Ranvier hat in den Hornhautzellen der Säugetiere Vakuolen beschrieben, von welchen Renaut nachwies, dass sie sich mit Osmium schwarz färben. Diese letztere Reaktion fehlt jedoch den hier beschriebenen Gebilden und sie können daher, schon aus diesem Grunde, den ersteren nicht an die Seite gesetzt werden.

Nach dieser Abschweifung wollen wir wieder zum Hautepithel zurückkehren und das Verhalten seiner tieferen, die Leydigschen Zellen bergenden Schichte schildern. Bei Larven, welche nach vollzogener Färbung monatelang in reinem Wasser gehalten wurden, verschwindet der Farbstoff allmählich aus den Leydigschen Zellen, verbleibt aber um so zäher in den übrigen. Bei schwächerer Vergrösserung bieten dann solche Hautstellen das Bild der Fig. 44: Während die Leydigschen Zellen vollkommen farblos sind, enthalten die zwischen ihnen gelegenen Epithelzellen (ZZ), sowie diejenigen der Hautsinnesorgane, zahlreiche, intensiv gefärbte Granula. — Unmittelbar nach Versetzung der Larven in die Farblösung sind jedoch auch die Mucingranula der Leydigschen Zellen gefärbt und sie sowie ihre Nachbarn bieten dann, bei stärkerer Vergrösserung, das Bild der Fig. 45 dar. Die Mucingranula treten allerdings nicht immer und nicht an allen Leydigschen Zellen gleichzeitig und gleich deutlich hervor; oft handelt es sich einfach nur um eine diffuse Durchtränkung des Zellleibes dieser Zellart mit dem Farbstoffe,

ohne dass besondere Elemente in ihm nachzuweisen wären. Auch ungefärbte Leydigsche Zellen lassen übrigens nicht immer die Mucingranula deutlich erkennen und es entsprechen diese Unterschiede offenbar verschiedenen funktionellen Zuständen. —

Überblicken wir die über die Wirkung des Neutralrot bisher geschilderten Thatsachen, so lehren dieselben, dass — soweit es wenigstens die oberflächliche Epithellage der Hautdecke betrifft — die Zellen einer und derselben Epithelschichte an verschiedenen Regionen des Körpers eine verschiedene, an den gleichen aber stets auch die gleiche Reaktion dem Farbstoffe gegenüber aufweisen. Dagegen weisen zwei Zellarten, gleichgiltig wo sie am Körper gelegen sind, immer den gleichen Charakter auf: Die Flimmer-, sowie die Schaltzellen erscheinen überall in der für sie typischen Granulierungsform. Mit allen bisher erwähnten und noch zu erwähnenden Farbstoffen lassen sich eben, und das ist das prinzipiell Wichtige, in bestimmten Zellformen auch bestimmte Granulierungen nachweisen.

Das Neutralrot, dessen Affinität zu lebendem Gewebe eine ganz ausserordentliche ist, färbt nun nicht allein die Zellen des Hautepithels, es macht z. B. auch in den roten Blutkörperchen, in Endothel- und Knorpelzellen ähnliche Granula sichtbar, wie sie beim Bismarckbraun beschrieben wurden, und färbt fast alle anderen Gewebszellen in charakteristischer Weise, und zwar bei der Larve von Salam. mac. in ganz analoger Art, wie dies, von einigen wenigstens, bei der von Siredon pisciformis im Folgenden geschildert werden soll.

Was vorerst das Hautepithel dieser Larvenart betrifft, so nehmen auch seine Zellen das Neutralrot begierig an. Die Fig. 47 auf Taf. XLII zeigt eine damit gefärbte Hautstelle bei schwacher Vergrösserung; in fast allen Zellen sind lebhaft gefärbte Granula von beträchtlicherer Grösse als in denen der Salamanderlarve zu erblicken; ausser ihnen enthalten die Zellen

zahlreiche, hellglänzende Dotterplättchen, welche den Farbstoff nicht angenommen haben. Hin und wieder (im unteren Teile der Figur) findet sich eine Zelle, welche sich durch ihre besondere Grösse, ihre lebhafter gefärbten und auch etwas grösseren Granula, sowie durch ihren Reichtum an Dotterplättchen von den übrigen unterscheidet. Fast ganz oder gänzlich frei von mit Neutralrot sich färbenden Granulis erweisen sich einzelne, dicht mit schwarzen Pigmentkörnchen erfüllte Zellen; auch hier zeigt sich eben der erwähnte Parallelismus zwischen dem Reichtum einer Zelle an Pigmentkörnchen und ihrer Armut an durch ihre Färbbarkeit ausgezeichneten Granulis. Auch diese Zellart enthält jedoch, und zwar namentlich an ihrer Peripherie zahlreiche Dotterplättchen (in der Figur sind zwei dieser Zellen dargestellt) und besitzt einen besonders reichen Besatz von Flimmerhaaren, die in den untersuchten Stadien zahlreichen Zellen zukommen[1]). Endlich sind hie und da (Mitte und oberer Rand der Figur) Zellen eingestreut, welche — bei gleicher Einstellung des Tubus — keinerlei Granula zeigen und, bis auf eine geringe Pigmentkörnchenschichte in ihrem Randteile, völlig farblos erscheinen. Welches das Schicksal dieser verschiedenen Zellarten ist und ob insbesondere, was nicht unmöglich wäre, die beiden letzterwähnten nicht Übergangsformen zu den mit Neutralrot färbbaren darstellen, konnte ich leider nicht feststellen, da mir die hierzu nötige Aufzucht der Larven nicht gelang.

Untersuchen wir eine Partie dieser Hautstelle bei starker Vergrösserung (Fig. 51), so zeigt es sich, dass die in ihrer Grösse jetzt deutlich zu Tage tretenden Granula die Randteile der Zellen frei lassen, und dass zahlreiche Dotterplättchen zwischen sie eingelagert sind. Von dem lebhaften Rot der Granula heben sich die unter dem Epithel gelegenen schwarzen und gelben Pigmentzellen (P) sehr schön ab. Die gezeichnete Stelle enthält

[1]) Diese Flimmerzellen weisen einen relativ und absolut weit beträchtlicheren Gehalt an färbbaren Granulis auf als bei den Larven von Salam. mac.

ferner in ihrer Mitte eine der erwähnten, durch ihre Grösse und durch die intensivere Färbung ihrer Granula besonders ausgezeichneten Zellen. Wie an den dotterreichen Zellen der ventralen Bauchwand von Salam. mac., so lassen sich auch hier — wahrscheinlich aus der gleichen Ursache — keinerlei Zellgrenzen (im Flächenbilde) nachweisen.

Die Reaktion der Zellen an den verschiedenen Hautstellen des Körpers ist auch bei der Siredonlarve nicht überall die gleiche; doch waren, da die untersuchten Exemplare noch sehr jung und ihr Hautepithel daher noch wenig differenziert war, diese Unterschiede nicht so bedeutend wie an den älteren Salamanderlarven. Auch hier liess sich jedoch feststellen, dass die Granulierung der Zellen eine andere ist, wenn man die Kiemen-, oder die Kopfhaut, oder eine Stelle am Schwanze untersucht. Dieser Unterschied tritt namentlich dann deutlich hervor, wenn man das soeben beschriebene Bild der Granulierung einer Stelle des Rumpfepithels mit dem der Hornhautepithelzellen vergleicht. Die letzteren stellen grosse polygonale Elemente (Fig. 50) dar; sie enthalten ausserordentlich feine Granula, die aber nur im Randteile der Zellen, oft namentlich in den Ecken der Polygone angehäuft, liegen. (Zellgrenzen lassen sich in diesem Stadium nicht wahrnehmen.) — Die pigmentarmen Zellen des Mundbodens und der Bauchwand zeigen mehr und grössere Granula als die übrigen. —

Ein ausserordentlich zierliches Bild ergiebt die vitale Färbung mit Neutralrot am Schwanze, wenn man — die übrigens nicht besonders reich mit färbbaren Granulis versehenen Epithelzellen nicht berücksichtigend — auf das unter ihnen liegende Gewebe einstellt (Fig. 49). Hier fällt zunächst das reiche Netz der durch den Farbstoff in keiner Weise beeinflussten subepithelialen schwarzen und gelben Pigmentzellen (P und g P) ins Auge; während die Fortsätze je der gleichartigen dieser beiden Zellformen dicht aneinander liegen und wahrscheinlich

auch miteinander verschmelzen können, sind die Ausläufer der einen Zellart von denen der anderen stets scharf getrennt und gehen nicht ineinander über[1]); es handelt sich eben, wie früher betont wurde, um zwei voneinander durch ihre morphologischen, physiologischen und chemischen Eigenschaften völlig verschiedene Zellarten. — In dem Maschenwerk dieser Fortsätze liegen, ein drittes Netz bildend, zahlreiche embryonale Bindegewebszellen (B), und in jeder von ihnen haben sich bestimmte Elemente mit dem Farbstoff intensiv gefärbt. Hierzu kommen noch am Schwanzsaume (S) farbige braunrote Schollen, die übrigens auch an ungefärbten Larven vorhanden sind. — Das nähere morphologische Verhalten der in den embryonalen Bindegewebszellen sich färbenden Granula lässt sich zeichnerisch schwer wiedergeben. Bei stärkerer Vergrösserung sind drei dieser Zellen in der Fig. 52 wiedergegeben. Es fällt hier auf, dass die Granula nicht, wie sonst, eine kontinuierliche Masse bilden, sondern in Gruppen, und zwar sowohl im Centrum wie an der Peripherie der Zellen, liegen. Die Zeichnung kann natürlich nur das Bild wiedergeben, das sich bei Einstellung auf eine bestimmte Ebene des Präparates darbietet, sie kann nicht alle Fortsätze dieser Zellen wiedergeben und muss die gezeichneten ausserdem noch alle als in einer und derselben Ebene verlaufend darstellen. In Wirklichkeit aber breiten sich die Fortsätze nach allen drei Dimensionen des Raumes aus und die nähere Untersuchung ergiebt, dass die mit Neutralrot (oder Bismarckbraun u. s. w.) sich färbenden Granulagruppen stets an der Abgangsstelle eines dieser Fortsätze vom Zellkörper gelegen sind, niemals aber im Centrum der Zellen oder in einem der Fortsätze selbst. Wenn somit eine in der

[1]) Setzt man die Larven in eine Alizarinlösung, so erhalten sie eine braunrote Gesamtfarbe, zeigen Farbstoffkrümmel in den Gefässen u. a. m.; wiederholt aber findet man hierbei eine maximale Ausbreitung der epithelialen und der in der Cutis gelegenen Pigmentzellen: Allein auch dann lässt sich kein Übergang der Fortsätze der beiden Zellarten (der Cutis) ineinander nachweisen.

Zeichnung wiedergegebene Granulagruppe im Centrum der Zelle zu liegen scheint, so ist in Wirklichkeit das Verhalten das, dass hier an einer entsprechenden Stelle der Peripherie ein Fortsatz abgeht, der aus der Tafelebene heraustritt, dessen Abgangsstelle also in der Zeichnung nur scheinbar im Centrum der Zelle gelegen ist. — Ausser diesen Granulagruppen finden sich übrigens in diesen Zellen manchmal grössere farbige Klumpen.

Dass sich in den quergestreiften Muskelfasern mit Bismarckbraun und Methylenblau Granula nachweisen lassen, wurde bereits erwähnt. Mit Neutralrot liefern sie das Bild der Fig. 54. Die Granula liegen teils zwischen, teils in den Muskelfasern selbst, oft ganz regelmässig übereinander geordnet; in denen von Salam. mac. liegen zumeist auch noch mit Neutralrot stark gefärbte Gebilde von der Form kurzer schmaler Stäbchen. — Das Bild dieser Färbung erinnert oftmals sehr an die (amitotischen) Kernteilungsfiguren, welche Godlewski[1]) vor kurzem an quergestreiften Muskelfasern beschrieben hat (Fig. 11 dieses Autors); mit Rücksicht auf den Umstand, dass sich die übrigen Kerne der vitalen Färbung gegenüber stets ablehnend verhalten, wäre es von Interesse, festzustellen, ob eine vitale Färbung der durch Amitose entstandenen Kerne möglich ist. Im Übrigen handelt es sich bei dieser Färbung zum Teile auch um die schon von Koelliker beschriebenen interstitiellen Körnchen[2]) der Muskelfasern. Ob freilich die mit verschiedenen Farbstoffen darstellbaren Granula in den Muskelzellen ein und dieselben Elemente sind, oder aber, ob die verschiedenen Farbstoffe auch verschiedene Arten von Granulis zur Ansicht bringen, dessen bin ich mir nicht sicher; die mit Bismarckbraun erzielten Bilder differieren etwas

---

[1]) Vgl. auch die jüngsten Angaben über dieses Thema bei Solger, Anat. Anz. Bd. 18, H. 4/5: Zur Kenntnis und Beurteilung der Kernreihen im Myocard.

[2]) Arnstein hält diese interstitiellen Körnchen für Fettpartikelchen, was nach ihrem ganzen Verhalten unwahrscheinlich ist (vgl. die Versuche Galeottis).

von den mit Methylenblau erhaltenen, und diese letzteren wiederum unterscheiden sich in einigen Punkten[1]) von denen mit Neutralrot.

Wie mit Bismarckbraun so lassen sich auch mit dem Neutralrot jene in den Kiemen enthaltenen amorphen Massen färben; die Fig. 55 stammt von einem Kiemenblättchen der Siredonlarve und man sieht hier durch das Epithel, dessen Zellgrenzen markiert wurden, einige von diesen mit Neutralrot stark tingierten Gebilden, die hier durch Zahl, Grösse und Form ausserordentlich variieren.

In den Zellen des Hautepithels der Larven von Rana temporaria, zu welchen wir jetzt übergehen wollen, liessen sich, wie erwähnt wurde, mit dem Methylenblau nur die Pigmentkörnchen, aber keine Granula, mit dem Bismarckbraun einige, aber bisweilen nicht alle Granula färben. Mit dem Neutralrot dagegen kann man, wie die Fig. 48 zeigt, in dieser Zellart eine grosse Anzahl von färbbaren Granulis darstellen. Zwei Arten derselben sind zu unterscheiden: grössere Elemente, die den Farbstoff mit verschiedener Intensität angenommen haben und die sich nur im peripherischen Anteil des Zellleibs vorfinden, und ferner ausserordentlich viel kleinere Granula, welche sich überall im Zellkörper nachweisen lassen. Beide Arten finden sich sowohl in den pigmentarmen wie in den — im Gegensatze zur Salamanderlarve — durch ihren besonders reichen Gehalt an Pigmentkörnchen ausgezeichneten (vgl. die Figur) Flimmerzellen. Namentlich in der ersteren Zellart sind aber ausser diesen Elementen auch noch zahlreiche, aber ungefärbte Dotterplättchen vorhanden. —

[1]) **Arnold bildet mit Methylenblau behandelte Muskelfasern ab; diese unterscheidet sich wesentlich von dem hier reproduzierten Neutralrotbilde — aber es sind auch die Objekte, von denen Arnolds und mein Präparat stammen, verschieden, sowie auch die Methode der Färbung.**

Am Schlusse der Besprechungen der Wirkungen des Neutralrot möchte ich noch auf eine auffällige Analogie einer Farbenreaktion hinweisen. Die Schaltzellen zeichnen sich, wie erwähnt, durch die besondere Art und Form ihrer Granulierung aus. Sie finden sich nur bei den Larven von Salam. mac., in der Haut des erwachsenen Tieres fehlen sie. Untersucht man nun die Kloakenschleimhaut eines erwachsenen mit Neutralrot gefärbten Salamanders[1]), so bemerkt man (Fig. 53) in dem geschichteten Epithel derselben Zellen (R Z), die ganz auffällig den Schaltzellen gleichen: Während ihre Nachbarn nur einen centralen, den Kern umgebenden Körnchenring besitzen, zeichnen sie selbst sich, abgesehen von ihrer besonderen Form, durch den Reichtum an weit grösseren, regelmässig gestalteten und gruppierten Körnchen aus. Nun hat schon vor längerer Zeit (1865) Rudneff in der Froschhaut kolbenförmige Zellen beschrieben, die den hier dargestellten sehr ähneln. Es ist nicht unmöglich, dass die Schaltzellen der Salamanderlarven, die in der Fig. 53 gezeichneten Zellen in der Kloakenschleimhaut sowie die Rudneffschen Zellen Gebilde darstellen, die einander entwickelungsgeschichtlich sehr nahe stehen. Der Farbenreaktion nach sind jedenfalls die beiden ersteren in ihrem chemischen Bau nahe verwandt. Morphologisch ähnliche Elemente sind übrigens, worauf ich hier nicht näher eingehen kann, in der Haut zahlreicher niederer Wirbeltiere vorhanden und es bleibt noch zu untersuchen, inwieweit sie einander chemisch gleichen.

Mit dem dem Neutralrot so nahe stehenden Neutralviolett lassen sich, schon aus dem Grunde, weil es in grösserer Menge nicht so gut vertragen wird, keine so intensiven Färbungen

[1]) Auf dieses Objekt bin ich durch H. Prof. S. Mayer aufmerksam gemacht worden.

erzielen wie mit dem Neutralrot. Allem Anscheine nach sind aber die Zell-Elemente, die sich mit diesem Farbstoffe verbinden, dieselben wie diejenigen, die durch das Neutralrot gefärbt werden, denn sie stimmen in Grösse, Zahl und Anordnung mit den letzteren vollkommen überein. Der Farbenton der dargestellten Granula ist jedoch, wie aus der Fig. 56 (welche das Verhalten der Granula bei tiefer Einstellung auf das Hautepithel zeigt) erhellt, ein mehr lichtgelber. Das charakteristische Verhalten der Leydigschen und der Schaltzellen ist auch bei diesem Farbstoffe, wie bei den übrigen, nachzuweisen. — Durch eine Besonderheit aber zeichnet sich das Neutralviolett vor allen anderen Farbstoffen aus: Wiederholt kann man in pigmentfreien Hautstücken blau gefärbte, kreisförmige Stellen vorfinden (im unteren Teile der Figur sind zwei sichtbar), deren Lage, Form und Anordnung dafür spricht, dass sie Schaltzellen entsprechen, welche allerdings in einem besonderen, vielleicht infolge der Einwirkung des Farbstoffes abnormen Zustande sich befinden. Denn die sonst in dieser Zellart darstellbaren Granula sind an diesen Stellen nicht nachzuweisen.

Jedenfalls handelt es sich hier um eine ganz auffällige und ziemlich hochgradige Metachromasie des Farbstoffes. Diese lässt sich übrigens, manchmal wenigstens, auch an Zellen der oberflächlichen Lage des Epithels konstatieren. Einzelne derselben erscheinen nämlich in ihrer Gänze diffus schwach blau gefärbt, ohne irgend welche Granula aufzuweisen [1]). Diese Metachromasie der oberflächlichen Epithelzellen ist allerdings nicht an jeder Larve und nur an einzelnen, und zwar pigmentfreien Stellen nachweisbar. Nach den bisherigen Resultaten möchte ich vermuten, dass diese eigenartige Umfärbung Zellen betrifft,

[1]) Der Färbung nach stehen diese Fälle von Metachromasie denen an der Seite, welche jüngst von S. Mayer an den roten Blutkörperchen („Cyanocyten") von mit Neutralrot gefütterten erwachsenen Salamandern gefunden wurden. (Nach einem im Vereine „Lotos" gehaltenen, noch nicht veröffentlichten Vortrage.)

welche sich im Stadium der Teilung befinden. Allerdings braucht, wenigstens an anderen Zellen, nicht jede Zellteilung mit dieser Metachromasie verknüpft zu sein: Die am rechten Rande der Figur gezeichnete Schaltzelle befand sich offenbar in Karyokinese, weist aber keine Metachromasie, wohl aber, entsprechend der mitotischen Phase, eine symmetrische Gruppierung der Granula in zwei Haufen auf.

Das Neutralviolett wird, wenn die gefärbten Tiere in reines Wasser versetzt werden, langsam abgegeben. Die Granula in den Zellen verschwinden dann, die Pigmentkörnchen erscheinen aber, wie schon früher, nicht so dunkel als normalerweise, sondern sie besitzen eine braun-rote Färbung, aus der die Gesamtfarbe der Tiere resultiert und die Wochen lange behalten wird. Die Granula selbst verschwinden am spätesten aus den zwischen den Leydigschen befindlichen Epithelzellen.

Entsprechend der intensiven Gesamtfärbung, welche man mit dem Nilblausulfat den Larven erteilen kann (Taf. XXXVIII, Fig. 9), ist auch die Tinktion der histologischen Elemente eine ausserordentlich starke. Die Fig. 65, welche einer mit Nilblausulfat behandelten Larve entstammt, stellt durchaus nicht den höchsten erzielbaren Grad der Färbung dar. Die Mucingranula der Leydigschen Zellen sind es ganz besonders, die sich mit dem Farbstoffe beladen haben. Sie zeigen sehr oft (vgl. die Figur) eine Metachromasie von der Art, dass sie neben der dunkelblauen Tingierung auch alle Farbentöne zwischen dieser und dem Violett, ja selbst bis zum Rot aufweisen. In den oberflächlich gelegenen Epithelzellen erscheinen zahlreiche hellblau gefärbte Granula; die Pigmentkörnchen derselben sind, ähnlich wie beim Methylenblau, in Grün umgefärbt, desgleichen die an der freien Seite der Zellen der Hautsinnesorgane befindlichen

Granula, während sich wiederholt an der basalen Seite dieser Zellen verschieden grosse, blaue Granula nachweisen lassen (Fig. 65). Die Schaltzellen (SZ) sind auch hier durch ihre mit einem besonderen Farbenton versehenen grösseren Granula charakterisiert. Was aber die Nilblausulfatwirkung besonders kennzeichnet, ist das Vorhandensein zahlreicher ausserordentlich feiner, oft in unregelmässigen Gruppen dicht neben und über einander liegender Krystallnadeln von violett-brauner Farbe. Sie liegen in den Zellen selbst, und zwar dicht unter ihrer freien, eventuell Pigmentkörnchen bergenden Oberfläche. Infolge dieser Lage im Zellkörper selbst überschreitet daher auch ihre Länge, die manchmal stellenweise etwas bedeutender ist als in der Fig. 65, niemals diejenige des betreffenden Zelldurchmessers, und sie reichen niemals über das Territorium einer Zelle hinaus. Wie beim Bismarckbraun, so enthalten auch beim Nilblausulfat die Schaltzellen ganz besonders viele und in unregelmässiger Weise zu einander gestellte Krystallnadeln, sodass sie gerade durch dieses Merkmal von den übrigen Epithelzellen sich gut abheben. Dagegen enthalten die Flimmerzellen, besonders diejenigen um die Nasenöffnung, entweder gar keine oder jedenfalls viel weniger Krystallnadeln als die nichtflimmernden pigmentierten Zellen.

Die neben der vorigen stehende Fig. 64 stellt (einen Teil) einer jener eigenartigen, als Klasmatocyten bezeichneten Zellen des Bindegewebes dar. Alle Granula dieser Zellen sind durch das Nilblausulfat hellblau gefärbt und es sind auf diese Weise alle, auch isolierte, diesen merkwürdigen Zelltypen zugehörigen Teile in dem betreffenden Gewebe sehr leicht, jedenfalls viel leichter als in ungefärbtem Zustande der Larven, auffindbar. — Es lassen sich übrigens die Granula dieser Zellart auch mit den übrigen vitalen Farbstoffen tingieren und so besonders hervorheben. — Ebenso lässt sich in allen anderen Arten von Gewebszellen, bei welchen überhaupt Granula vital nachweisbar

sind, eine Färbung derselben mit dem Nilblausulfat und, wie gleich erwähnt sein mag, auch mit dem Nilblauchlorhydrat, erzielen.

Die mit Nilblausulfat behandelten Larven verlieren langsam, wie berichtet wurde, ihre dunkelblaue Farbe und werden zunächst, wenn sie einige Tage in ungefärbtem Wasser zugebracht haben, hellgrün. Untersucht man sie in diesem Stadium, so zeigt es sich, dass die blauen Granula aus den Epithelzellen verschwunden sind und dass auch die Mucingranula der Leydigschen Zellen nicht mehr gefärbt sind. Dagegen sind die Pigmentkörnchen, sowie die Körnchen in den Zellen der Hautsinnesorgane immer noch grün gefärbt und es sind ferner die Krystallnadeln in den Zellen enthalten, und zwar, wie es scheint, in vollkommen unveränderter Zahl und Form. In den Leydigschen Zellen, die früher nur wenige oder (zumeist) keine dieser Nadeln enthielten, finden sich jetzt tiefbraun bis schwarz gefärbte Krystalldrusen in ihrer centralen, den Kern umschliessenden Zone. — Nach 3--4 wöchentlichem Aufenthalte der Larven in reinem Wasser sind sie zumeist schon wieder normal gefärbt.

In vielen Punkten den soeben besprochenen ähnlich sind die Wirkungen, welche man mit dem Nilblauchlorhydrat erzielen kann. Zunächst lassen sich (Fig. 61, 62 u. 63) sowohl in den pigmentierten, wie in den pigmentfreien (oder -armen) Zellen dieselben blauen Granula wie mit dem Nilblausulfat nachweisen und die besondere Reaktion der Schaltzellen (Fig. 63 SZ) darstellen, ebenso sind die Pigmentkörnchen grün gefärbt. Ein besonderes Verhalten weisen aber die Leydigschen Zellen auf (Fig. 61): Ähnlich wie beim Bismarckbraun erscheinen in ihnen nach der Nilblauchlorhydratfärbung zahlreiche, bei Einstellung auf eine und dieselbe Ebene in verschiedenster Richtung zu

einander orientierte Ringe, deren Farbe jedoch hier eine violette ist. Es scheint, dass der Farbstoff nur in den Randteil der Mucingranula, denen diese Ringe wohl entsprechen mögen, eindringen kann, wobei er eine Umfärbung in Violett erfährt. Zu einer späteren, völligen Durchfärbung der Granula, wie bei Bismarckbraun, scheint es meinen Erfahrungen nach hier überhaupt nicht zu kommen[1]).

Wie beim Nilblausulfat, so scheiden sich auch beim Nilblauchlorhydrat Krystallnadeln in den Zellen ab, namentlich in den pigmentkörnchenhaltigen (Fig. 62 u. 63); diese Nadeln sind jedoch viel kürzer und etwas breiter als die früheren und zumeist zu unregelmässigen, klumpigen Drusen vereinigt; ihre Farbe ist ferner eine hellviolette, stark zum Rot hinneigende; die pigmentarmen Flimmerzellen dagegen sind frei von ihnen (Fig. 62 FZ) und es gewährt infolge dieses Umstandes, besonders die Flimmerepithelzone um die Nasenöffnung bei entsprechend schwacher Vergrösserung, ein ausserordentlich zierliches Bild durch den Wechsel der mit violetten Nadeln reich durchsetzten, nicht flimmernden und der ihrer entbehrenden, bloss durch ihre (wenigen) grün gefärbten Pigmentkörnchen und die blauen Granula (welche beiden Elemente, allerdings im umgekehrten Verhältnisse der Menge, übrigens auch die andere Zellart besitzt) farbig erscheinenden Flimmerzellen.

Von der Natur dieser bei den beiden Nilblauverbindungen auftretenden Nadeln vermag ich nicht mehr auszusagen, wie von denen des Bismarckbraun[2]): Sie stellen eine Verbindung

---

1) Es ist allerdings hier, wie beim Bismarckbraun, auch die Möglichkeit vorhanden, dass sich zwischen den Mucingranulis besondere ringförmige Gebilde finden, welche den Farbstoff annehmen. Auch Michaelis hat (mit Janusgrün) in Drüsenzellen, neben Fädchen und Stäbchen, kleine Ringe darstellen können, von welchen er angiebt, dass sie durch Einbiegung der Fädchen entstanden zu sein scheinen.

2) Michaelis erwähnt, dass sich — allerdings bei anderer Methode der vitalen Färbung als der hier angewandten — ein Leukokörper des Neu-

des Farbstoffes mit einem in den Zellen selbst normaler Weise enthaltenen (oder eventuell erst durch die Einwirkung dieser Stoffe auf die lebende Zelle entstandenen) Körper, vielleicht von Eiweissnatur dar, deren Konstitution noch zu ermitteln ist. — Dass sie bei den beiden zuletzt besprochenen Farbstoffen verschieden sind, beweist schon ihre verschiedene Form und Farbe. Dass ferner bei ihrer Entstehung nur besondere, nicht in allen Zellen enthaltenen Stoffe (Eiweisskörper?) mitwirken, beweist der Umstand, dass, im Gegensatze zum Nilblausulfat, bei Nilblauchlorhydrat sich in den Schaltzellen (zumeist wenigstens) keine Krystallnadeln vorfinden.

Im Gegensatze zum Nilblausulfat wird das Nilblauchlorhydrat ungemein lange vom Larvenkörper festgehalten und die Tiere behalten, ähnlich wie beim Neutralrot, auch in reinem Wasser, monatelang ihre grüne Färbung bei. Das histologische Bild ändert sich aber, schon nach wenigen Tagen des Aufenthaltes in ungefärbtem Wasser, in derselben Weise wie beim Nilblausulfat: Die blauen Granula verschwinden aus den Epithelzellen, wie auch die violetten Ringe aus den Leydigschen Zellen, in deren Centrum wiederum Drusen kleiner, hier aber tiefblau gefärbter Nadeln erscheinen. Die Krystallnadeln in den übrigen Zellen bleiben aber noch lange erhalten; die grüne Färbung der Larven wird lediglich durch die entsprechende, hier ganz besonders dauerhafte Umwandlung der normalen Tinktion der Pigmentkörnchen selbst verursacht.

Mit allen Vertretern der zuletzt besprochenen Farbstoff-Gruppe war es uns möglich gewesen, entweder nur in be-

tralrot in büschelförmig angeordneten Krystallnadeln häufig in den Geweben abscheidet. Ich habe das beim Neutralrot bei meinen Versuchen nie wahrgenommen. In welcher Beziehung die bei den anderen Farbstoffen beobachteten krystallinischen Abscheidungen zu Leukokörpern stehen, vermag ich nicht anzugeben.

stimmten oder in allen Zellen der verschiedenen untersuchten Gewebsarten Granula nachzuweisen. Für einige Farbstoffe war die Identität dieser Granula eine ganz unzweideutige: Die Neutralrot-, Neutralviolett-, Bismarckbraun- und die Nilblaugranula sind allem Anscheine nach die gleichen Elemente. Zweifelhaft aber blieb es, ob die mit Methylenblau einerseits, dem Neutralrot, Neutralviolett oder Bismarckbraun und Nilblau anderseits darstellbaren Granula Gebilde einer und derselben Art sind. Eine Entscheidung dieser Frage liess sich dadurch erhoffen, dass man den Larven, durch Versetzen in entsprechende Lösungen, diese beiden Arten von Farbstoffen (in je einem Vertreter) zur Annahme darbot und nun den Erfolg dieser Doppelfärbung untersuchte.

Setzt man eine mit Neutralrot intensiv gefärbte Larve in eine ziemlich starke Methylenblaulösung, so erhält man Resultate, welche in den Fig. 57, 58 und 60 veranschaulicht sind. Die erstere, die schon erwähnt wurde, stellt eine vor und unter dem Auge gelegene Hautstelle des Kopfes bei schwacher Vergrösserung dar; die Neutralrot-Reaktion tritt sehr schön zu Tage (vgl. Seite 40). Dass die Larve auch mit Methylenblau gefärbt war, lässt sich aber, auch bei dieser schwachen Vergrösserung, sehr deutlich an einem Umstande erkennen: Von Stelle zu Stelle treten einzelne Zellen durch die lebhafte blaue Färbung ihrer Granula hervor — es sind, wie schon hier erkennbar und mit stärkerer Vergrösserung sicher konstatierbar ist — die auch mit einfacher Methylenblaufärbung so gut darstellbaren (vgl. Fig. 17) Schaltzellen. Diese Zellart besitzt Granula, die, wie erwähnt, auch durch Neutralrot gut gefärbt werden, und das waren sie auch bei unserer Larve, bevor sie in die Methylenblaulösung versetzt wurde. Wie aber schon bei blosser Methylenblaufärbung die besondere Affinität der Granula zu diesem Farbstoffe lebhaft zu Tage trat, so manifestiert sie sich auch bei diesem Versuche in ganz auffälliger Weise, indem hier das Neutralrot an das

Wasser der Methylenblaulösung abgegeben und an seiner Stelle das Methylenblau aufgenommen wird. Nun könnte allerdings eingewendet werden, dass das Neutralrot sehr leicht in Lösung geht[1]); versetzt man die mit ihm gefärbte Larve in die Methylenblaulösung, so verhält sich diese dem Neutralrot gegenüber als Lösungsmittel und es wird daher abgegeben. Dem widerspricht aber der Umstand, dass, wie aus der Figur ersichtlich, alle anderen Zellen das Neutralrot behalten. Und noch mehr: Man kann die auf diese Weise doppelt gefärbte Larve neuerlich in Neutralrot versetzen, die ihm zukommende Rotfärbung der übrigen Zellen noch erhöhen, und trotzdem wird, vorausgesetzt, dass die Lösung nicht allzu stark ist, oder die Tiere nicht zu lange in ihr gehalten werden, das Methylenblau von diesen Granulis nicht abgegeben. Nur ganz langsam, oft erst nach Tagen, tritt an seine Stelle das Neutralrot, während es früher sofort abgegeben wurde, um dem Methylenblau Platz zu machen. Diese Thatsachen beweisen einerseits die besondere Affinität dieser Granulaart zum Methylenblau und anderseits eine sogenannte Amphophilie der Granula überhaupt, d. h. die Fähigkeit derselben, zweierlei verschiedene Farbstoffe an sich zu ziehen[2]). Die erstere Thatsache bildet einen besonders schönen Beweis dafür, wie elektiv die vitale Färbung vor sich geht.

Untersucht man nun eine Stelle der Fig. 57 mit stärkerer Vergrösserung, so zeigt es sich (Fig. 58), dass auch die oberflächlich gelegenen Epithelzellen der blauen Granula nicht entbehren[3]). Ihre Zahl ist aber eine äusserst geringe und ent-

1) Versuche bewiesen, dass das Methylenblau noch leichter in Lösung geht. Es muss daher auch in stärkerer Lösung zur Färbung verwendet werden als das Neutralrot.

2) Allerdings zu verschiedenen Zeiten; in diesem Sinne ist die Amphophilie auch durch die übrigen Versuche erwiesen. Eine gleichzeitige Aufnahme zweier verschiedener Farbstoffe ist aber, wie später besprochen werden wird, gleichfalls möglich.

3) Bei entsprechend starker Methylenblaufärbung tritt auch die für diesen Farbstoff charakteristische Umfärbung der Pigmentkörnchen ein. Die auf diese Weise erzielten Bilder enthalten also noch einen grünen Farbenton beigemengt.

spricht ungefähr derjenigen, wie man sie nach reiner (starker) Methylenblaufärbung in ihnen nachweisen kann, ebenso wie die Zahl der roten Granula der bei reiner Neutralrotfärbung erhaltenen entspricht. Dieses Verhältnis ändert sich durch Verstärkung der einen oder der anderen Lösung nicht. Es ist daher wahrscheinlich, dass sich in diesen Zellen immer nur gewisse Granula mit dem einen oder anderen Farbstoffe darstellen lassen. Die hier mit Methylenblau gefärbten Granula würden also bei reiner Neutralrotfärbung nicht zu Tage treten und umgekehrt. Die Granula der Schaltzellen dagegen lassen sich durch jeden dieser Farbstoffe darstellen, wenn sie auch zum Methylenblau die grösste Affinität besitzen. So hat es daher auch nichts Überraschendes an sich, wenn man an solchen, stark mit Neutralrot gefärbten Larven in den Schaltzellen (in der Figur sind vier sichtbar) neben den blauen, auch einzelne rote Granula nachweisen kann.

Sehr schön und ganz konstant bei entsprechend starker Tinktion ist die Doppelfärbung in den Zellen der Cornea (Fig. 60). Dass hier, im Gegensatze zu den Epithelzellen der Haut, mit dem Methylenblau zahlreiche Granula darstellbar sind, wurde schon erwähnt; ebenso lassen sich solche mit Neutralrot darstellen. An den doppelt gefärbten Larven sind denn auch rote und blaue Granula in diesen Zellen vorhanden. Ihre Gesamtzahl ist allem Anscheine nach grösser als nach reiner Neutralrot- (vgl. Fig. 38) oder Methylenblaufärbung. Und so ist es auch wahrscheinlich, dass hier zwei verschiedene Granulaarten vorliegen, von denen die eine nur durch den ersten, die andere nur durch den zweiten Farbstoff tingiert wird. Die mit Methylenblau sich färbenden Granula geben übrigens den Farbstoff leicht ab; versetzt man eine doppelt gefärbte Larve in Wasser oder Neutralrotlösung, so verschwinden die blauen Granula aus den Hornhautzellen und nur die roten bleiben zurück. Entsprechend der obigen Annahme aber enthalten diese Zellen dann ersichtlich viel weniger Granula als bei der Doppelfärbung.

Lässt sich auf diese Weise ein gewisser Gegensatz in der Wirkung des Methylenblaus einerseits und des Neutralrots, als Vertreters der anderen Gruppe von Farbstoffen[1]) anderseits darthun und damit auch ein neuer Beweis für die Elektivität der vitalen Färbung gewinnen, so lehren Versuche dieser Art auch, dass die mit dieser zweiten Gruppe von Farbstoffen darstellbaren Granula Gebilde gleichen Wesens sind. Ob zwar unter ihnen dem Neutralrot die grösste Affinität dem lebenden Gewebe gegenüber zukommt, so kann man dennoch das eine Färbungsbild durch das andere ersetzen, wenn man die Larven nach einander aus der einen (z. B. Neutralrot-) Lösung in die andere (z. B. Bismarckbraun) bringt. Nur der Farbenton, nicht die Zahl und Art der sichtbar werdenden Granula ändern sich dabei. Noch durch einen anderen Versuch aber kann man diese Identität der Granula erweisen: Wären z. B. die mit Neutralrot sich färbenden Granula von anderer Art als die mit Bismarckbraun zu Tage tretenden, so könnte man mit Recht vermuten, dass, wenn man die Larven in ein Gemisch[2]) zweier entsprechend starker Lösungen dieser beiden Stoffe bringt, diese als verschieden angenommenen Granula eine Auswahl zwischen den beiden, ihnen in genügender Menge zur Verfügung stehenden Farbstoffen treffen: Die einen müssten also das Neutralrot, die anderen das Bismarckbraun an sich ziehen. Das ist aber nicht der Fall, sondern alle Granula färben sich mit einem der Mischung beider Farbstoffe entsprechenden gelb-rötlichen Tone, wie dies in Fig. 59 dargestellt ist. Sowohl in den pigmentierten,

1) Identisch in ihrer Wirkung auf die Granula sind mit dem Neutralrot das Neutralviolett, das Bismarckbraun und wahrscheinlich die beiden Nilblauverbindungen; allerdings scheint es, als ob die mit den beiden letzteren dargestellten Granula an Zahl den mit den beiden erstgenannten Farbstoffen sichtbar werdenden nachstehen.

2) Versuche mit Doppel- und Mischfärbungen hat auch Loisel an Spongien angestellt, und zwar mit im Prinzipe ganz ähnlichen Resultaten.

granulaärmeren, wie auch in den pigmentarmen, granulareichen (Flimmer-) Zellen haben alle Granula vollkommen den gleichen Farbenton. — Dieser Versuch lehrt ferner, dass die Zellen auch die Mischung zweier verschiedener Farben annehmen können. Ihre Granula sind also amphophil, auch in dem Sinne, dass sie sich, nicht bloss nacheinander (und abwechselnd), sondern eventuell auch gleichzeitig mit zwei Farbstoffen beladen können, zu welchen sie die gleiche Affinität besitzen.

Chemisches über die vitale Färbung.

Unter den in den vorangegangenen Abschnitten erzielten Resultaten tritt ganz besonders deutlich die ausgesprochene Elektivität des lebenden Gewebes hervor: Von den vielen untersuchten Farbstoffen erwies sich nur eine ganz geringe Anzahl als fähig, vital zu färben, d. h. von bestimmten Elementen der Zellen, ohne ersichtliche wesentliche Schädigung ihrer Funktionen, aufgenommen zu werden. Diese ausgesprochene Elektivität lässt den Gedanken sehr naheliegend erscheinen, dass zum Zustandekommen der vitalen Färbung vielleicht eine ganz bestimmte chemische Konstitution des färbenden Körpers notwendig ist. Welche Verhältnisse hier eine Rolle spielen, ist meines Wissens bisher nicht des Näheren erörtert worden. Michaelis hat vor Kurzem einiges Allgemeine über die vitale Färbung besprochen, und im Besonderen jene Momente erörtert, welche für die Injektion und die postmortale Färbung in Betracht kommen. Es kommt hierbei wesentlich in Frage, ob der verwendete Farbstoff ein küpenbildender oder aber ein nicht verküpender ist, d. h. ob seine Leukokörper durch die Berührung mit der Luft wieder in den ursprünglichen Farbstoff zurückverwandelt, oder aber bei dieser Oxydation keinen, beziehungsweise einen anderen als den ursprünglichen Farbstoff liefern. Zu der ersteren Klasse gehören die Thiazine (z. B.

Methylenblau), zu der letzteren die Azofarben (z. B. Bismarckbraun). — Die Ausführungen von Michaelis gelten jedoch für eine andere als die hier angewandte Färbungsmethode und beziehen sich auch auf keine so grosse Farbenreihe.

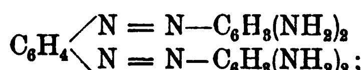
Die Ermittelung der (eventuellen) Beziehungen der oben erwähnten Art lässt sich aber nur aus der Berücksichtigung einer möglichst grossen Zahl von Farbstoffen erwarten.

Wenn im Nachstehenden einige dieser Beziehungen angegeben werden, so muss gleich bemerkt werden, dass gewiss nicht allen von ihnen — im Näheren muss dies erst durch weitere vergleichende Untersuchungen festgestellt werden — eine allgemeine Geltung zukommt, sondern nur eine spezielle, dem verwendeten Untersuchungsmaterial und der angewandten Färbemethode entsprechende. Mir selbst wäre übrigens die Sichtung dieser Verhältnisse, ihrer rein chemischen Seite nach, nicht mit Sicherheit möglich gewesen. Um so mehr bin ich Hrn. Prof. Dr. H. Huppert zu Danke verpflichtet, der mir hier helfend zur Seite trat und von dem die nachfolgenden Angaben herrühren. Ursprünglich zu meiner eigenen Orientierung bestimmt, wurde mir gestattet, sie hier zu veröffentlichen, und ich darf wohl annehmen, dass sie auch anderen Fachgenossen nützlich sein werden. Denn es lässt sich nicht verkennen, dass die Kenntnis von der Beziehung, in welcher die chemische Konstitution der Farbstoffe zu ihrem Färbungsvermögen steht, theoretischen und praktischen Wert besitzt. — Aus den vorliegenden Beobachtungen lassen sich folgende Schlüsse ableiten.

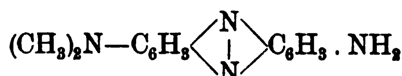
Das lebende Gewebe nimmt nur basische Farbstoffe auf, saure dagegen nicht, und zwar solche basische Farbstoffe, welche entweder den einfachen Ammoniakrest NH_2 enthalten, oder einen solchen, in welchem der Wasserstoff durch ein der fetten Reihe angehöriges Alkoholradikal (Methyl, CH_3 oder Äthyl, C_2H_5) vertreten ist.

Diese Farbstoffe gehören mehreren in ihrer chemischen Konstitution[1]) verschiedenen Gruppen an. Das Färbungsvermögen ist also nicht an eine einzige Konstitution gebunden, aber für die Gewebsbestandteile, welche gefärbt werden, ist die Konstitution von einer gewissen Bedeutung.

Von den Granula färbenden Stoffen gehören den Azo-Farbstoffen an das Bismarckbraun

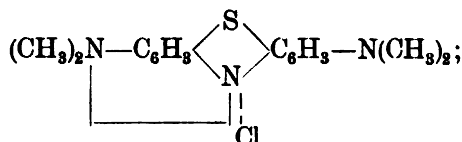


den Azinderivaten gehören an das Neutralviolett

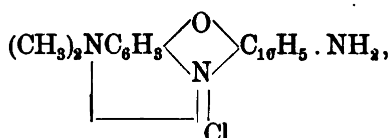


und das Neutralrot (Toluylenrot); dieses unterscheidet sich vom Neutralviolett darin, dass es statt des Anilinrestes $C_6H_3 . NH_2$ den Toluidinrest $CH_3 . C_6H_2 . NH_2$ enthält.

Das Methylenblau ist ein Thiazin



das Nilblau ein Oxazin



es enthält, was nebensächlich ist, statt eines Anilinrestes den Naphthylaminrest $C_{10}H_5 . NH_2$.

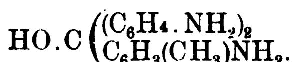
Die drei verschiedenen Azine sind nach der Art, wie in ihnen die aromatischen Hälften vereinigt sind, untereinander verwandt.

1) Für die Orientierung über den chemischen Bau der Farbstoffe kann auf das schon citierte Lehrbuch der Farbenchemie von Georgievicz und auf das bekannte Werk von Richter, Organische Chemie, bearbeitet von Anschütz, 2. Band, Bonn, 1900, verwiesen werden.

Von den diffus färbenden Stoffen ist das Bindschedler-sche Grün ein Indamin $(CH_3)_2N-C_6H_4-N-C_6H_4-N(CH_3)_2$,
Cl

das Chrysoidin ein Azofarbstoff $C_6H_5-N=N-C_6H_3(NH_2)_2$, das Auramin ein Ketonimid $(NH)C[C_6H_4.N(CH_3)_2]_2$, ein Abkömmling des Benzophenons $OC(C_6H_5)_2$.

Zu den Rosanilinen gehören das Methylviolett und Dahlia. Rosaniline giebt es zweierlei: das Pararosanilin $HO.C(C_6H_4.NH_2)_3$, und das Homorosanilin



$$HO.C\begin{cases}(C_6H_4.NH_2)_2\\C_6H_3(CH_3)NH_2.\end{cases}$$

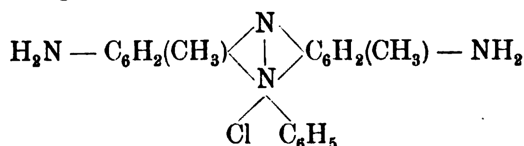
Das Homorosanilin enthält statt eines Anilinrestes einen Toluidinrest. Das Methylviolett $HO.C[C_6H_4.N(CH_3)_2]_3$ ist ein Abkömmling des Pararosanilins, in welchem der Wasserstoff des NH_2 durch CH_3 ersetzt ist. — Dahlia ist wesentlich äthyliertes Pararosanilin.

Von besonderer Bedeutung für das Färbungsvermögen ist der Ersatz von Wasserstoff im Amid durch Alkoholradikale und die Art dieser Radikale.

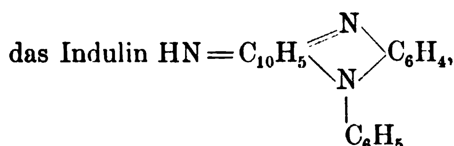
Der Eintritt von Methyl (CH_3) ruft entweder das Färbungsvermögen erst hervor oder verstärkt ein schon vorhandenes. Rosanilin, welches nur NH_2-Gruppen enthält, färbt nicht, aber dem methylierten und äthylierten Pararosanilin (Methylviolett und Dahlia) kommt diese Eigenschaft zu. Das Lauthsche Violett, welches nur schwach (diffus) färbt, besitzt dieselbe Konstitution, wie das Granula färbende Methylenblau, enthält aber nur NH_2-Gruppen. Von den untersuchten Indaminen enthält das Phenylenblau gar kein Methylamin, das Toluylenblau nur zwei solcher Gruppen, das Bindschedler-sche Grün aber vier, und von diesen färbt nur das an Methylamin reichste. Das letzterwähnte Beispiel ist aber zu einem Vergleiche, und zwar wegen der Giftigkeit des Bindschedler-schen Grüns, nicht ganz geeignet.

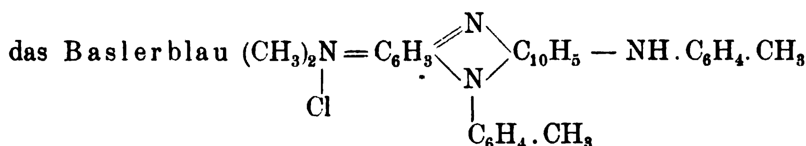
Im Gegensatz hierzu geht denjenigen basischen Farbstoffen das Färbungsvermögen ab, welche an Stelle des einfachen Ammoniakrestes oder neben $N(CH_3)_2$ einen Anilinrest enthalten. Das ist der Fall beim (Ros-) Anilinblau $HO . C(C_6H_4 . NHC_6H_5)_3$, welchem dieselbe Konstitution zukommt, wie dem Methylviolett, nur enthält es statt der drei $N(CH_3)_2$Gruppen drei Anilinreste NHC_6H_5. Das Viktoriablau $HO . C \begin{cases} [C_6H_4—N(CH_3)_2]_2 \\ C_{10}H_6—NHC_6H_5 \end{cases}$ färbt nicht, obwohl es neben dem Anilinreste zwei Methylamingruppen enthält. Allerdings ist das Viktrioablau giftig.

In demselben Sinne büssen solche basische Farbstoffe das Färbungsvermögen ein, in welchen die aromatischen Bestandteile in derselben oder in ähnlicher Weise wie bei den Azinen durch zwei Stickstoffe zusammengehalten werden, wenn einer der Stickstoffe noch ein aromatisches Alkoholradikal aufgenommen hat. Es färben somit nicht das Safranin, ein Azinabkömmling



und das Janusgrün, welches gleichfalls ein Safranin ist, ferner





das den Indulinen angehörige Echtblau und das ihnen verwandte Nigrosin.

Der Vollständigkeit wegen sei hier wiederholt, dass die nur einfache Amide enthaltenden Rosaniline (Fuchsine) kein Färbungsvermögen besitzen. Sie sind nicht zu verwechseln mit dem Fuchsin S, Säurefuchsin, einer Sulfonsäure. Ebenso geht das Färbungsvermögen ab den alkylaminfreien oder daran armen Indaminen,

dem Phenylenblau $H_2N—C_6H_4—N—C_6H_4—NH$ (N und NH durch Bindungsstrich verbunden)

und dem Toluylenblau

$(CH_3)_2N — C_6H_4 — N — C_6H_2(CH_3)(NH_2)NH.$ (N und NH durch Bindungsstrich verbunden)

Weil sauer färben nicht die 1. Sulfonsäuren der Azofarbstoffe: Kongorot, Orange, Bordeaux, Echtrot, Echtgelb (Säuregelb), Ponceau, Crocein, Roccellin, Azoblau, Tropaeolin, Helianthin, auch dann nicht, wenn sie, wie das Kongorot und das Echtgelb, Amide enthalten, also zugleich basischer Natur sind.

2. Die Sulfonsäuren des Rosanilins. Säurefuchsin ist das saure Natriumsalz der Di- und Trisulfonsäuren des Fuchsins; Alkaliblau ist das Natriumsalz der Monosulfonsäure; Wasserblau das Natriumsalz der Disulfonsäure des Rosanilinblaus; das letztere selbst färbt, wie bereits bemerkt, gleichfalls nicht.

3. Das Alizarin, welches zwar in spezifischer Weise die Knochen aber keine Granula in den Zellen selbst färbt, ist als Sulfonsäure im Handel.

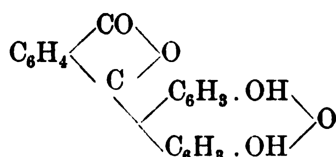
4. Indigoblau wird (infolge des gleichen Umstandes) als Indigoschwefelsäure verwendet.

Andere saure Farbstoffe haben den sauren Charakter von den Bestandteilen übernommen, aus welchen sie entstanden sind. Das Tartrazin[1]), ein Abkömmling der Dioxyweinsäure und des Phenylhydrazins, enthält noch ein Carboxyl (COOH) aus der Weinräure und zugleich zwei Sulfonsäuren.

---

[1]) COOH
C=N
$C=|=N—NH.C_6H_4.SO_3H$
$CO.N — C_6H.SO_3H.$

Eine Reihe der verwendeten Farbstoffe gehört den Phtaleinen an, Verbindungen von Phthalsäureanhydrid $C_6H_4 \begin{matrix} CO \\ CO \end{matrix} > O$ und zwei Molekulen Resorcin $C_6H_4(OH)_2$. Im Fluorescein



haben sich die beiden Resorcine unter Anhydridbildung vereinigt, es sind aber noch zwei (basenbindende) Hydroxyle übrig geblieben. — Das Uranin ist das Kali- oder Natronsalz des Fluoresceins; im Rose bengale sind je zwei Atome Wasserstoff der Resorcinreste durch Jod ersetzt, im Eosin durch Brom; das Phloxin enthält ausserdem noch zwei Atome Chlor im Benzolrest der Phthalsäure. — Der saure Charakter ist auch noch dem Rhodamin erhalten, einem Fluorescein, welches an Stelle der beiden OH die basischen Gruppen $N(C_2H_5)_2$ enthält. Der saure Charakter könnte dem Resorcinanhydrid (oder auch dem Phthalsäureanhydrid) zugeschrieben werden. — Das Cörulein ist den Phthaleinen insofern verwandt, als es aus Phthalsäure anhydrid und Pyrogallol $C_6H_3(OH)_3$ entsteht.

Anhydride von Phenolen stellen ferner das Indophenol $(CH_3)_2N-C_6H_4-N-C_{10}H_6.O$ (N und O verbunden), dessen Leukoverbindung die Zusammensetzung $(CH_3)_2N-C_6H_4-HN-C_{10}H_6.OH$ hat und das Pyronin $CH \begin{matrix} C_6H_3 \\ C_6H_3 \end{matrix} > O \begin{matrix} -N(CH_3)_2 \\ -N(CH_3)_2 \end{matrix}$ dar. In dieser Hinsicht gleicht das Pyronin dem Rhodamin.

Zu den Phenolanhydriden lassen sich rechnen das Hämatoxylin $C_{16}H_{14}O_6$, welches bei der Zersetzung leicht Resorcin und Pyrogallol liefert, und sein Oxydationsprodukt Hämatein $C_{16}H_{12}O_6$.

An diese schliesst sich an das Orcein $C_{28}H_{24}N_2O_7$; es entsteht aus Orcin, einem Dioxytoluol $CH_3C_6H_3(OH)_2$ durch Oxydation in ammoniakalischer Lösung an der Luft und verbindet sich, wie die Phenole, mit Basen.

Andere der untersuchten Farbstoffe, wie Akridinorange, Korallin u. a. entziehen sich in Bezug ihres Färbungsvermögens wegen ihrer giftigen Eigenschaften einer näheren Beurteilung.

Die Ursache der Giftigkeit lässt sich aus der chemischen Konstitution nicht ermitteln. In vielen Fällen kommt hier auch der Umstand in Betracht, dass die angewendeten Farbstoffe nur durch die Art der Verbindung, in der sie im Handel vorkommen (Anilingelb z. B. könnte durch die in ihm enthaltene Oxalsäure giftig wirken), oder aber eventuell durch Verunreinigungen von ihrer Fabrikationsweise her, giftige Eigenschaften erhalten.

So viele Beziehungen sich auch aus den voranstehenden Ermittelungen zwischen der chemischen Konstitution und dem Färbungsvermögen ergeben haben, so tritt doch eine unverkennbare Elektivität des lebenden Gewebes den Farbstoffen gegenüber hervor. Zwar lässt sich aus den gewonnenen Resultaten mit grosser Sicherheit schon im Voraus angeben, dass gewisse Substanzen infolge ihrer chemischen Konstitution nicht färben werden; wenn wir aber auch wissen, dass ein Farbstoff, um vital färben zu können, basisch, und das zwar in einer ganz bestimmten Form, sein muss, so lässt sich doch nicht a priori behaupten, dass alle in dieser Art zusammengesetzten Stoffe das lebende Gewebe unbedingt färben müssen. Das lebende Gewebe wahrt vielmehr seine Elektivität unter allen Umständen, es weist zwar Farbstoffe einer gewissen Zusammensetzung stets zurück, nimmt aber anderseits nicht alle diejenigen an, welche einander, ihrer chemischen Konstitution nach, sehr nahe stehen.

Schlussfolgerungen.

Wurde in dem vorangehenden Abschnitte zu ermitteln gesucht, ob sich eine Beziehung zwischen der chemischen Konstitution der angewendeten Stoffe und ihrem „vitalen“ Färbungsvermögen ausfindig machen lasse, so könnte man nunmehr versucht sein, umgekehrt die Frage zu stellen, welcher (chemischen) Natur jene Elemente der Zellen sind, welche sich mit den Farbstoffen verbinden. Allein hier lässt uns die Chemie völlig im Stiche, sie liefert zur Entscheidung dieser Frage gar keine näheren Anhaltspunkte. Ja, im Gegenteile, die Bedeutung der vitalen Färbungsversuche wird in der Zukunft vielleicht gerade darin liegen, dass man sie als eine Art von Farbenreaktionen auf die in den Zellen erst zu ermittelnden Stoffe wird benützen können. Zu einer solchen Verwendung der vitalen Färbung müssten vorher alle die verschiedenen Arten der in den Zellen vermutungsweise vorhandenen Eiweisskörper (in reinem Zustande) auf ihr Verhalten zu den einzelnen Farbstoffen hin geprüft werden; dann erst wäre die Reaktion an den Zellen selbst, deren Granula diese Eiweisskörper wahrscheinlich in mannigfachsten Kombinationen vereinigt enthalten, anzustellen, freilich nur mit gewissen, durch die Unterschiede des Ablaufs der Reaktion am lebenden Gewebe gegenüber der am isolierten Eiweisskörper bedingten Kautelen.

Allein die Benützung der vitalen Färbung in diesem Sinne liegt noch in weiter Ferne, und so müssen wir uns einstweilen ohne diesen, zweifellos exakteren Weg zu behelfen suchen und uns mit dem begnügen, was sich auf Grund der bisher gewonnenen biologischen und mikroskopischen Erfahrungen über die Natur jener in den Zellen enthaltenen färbbaren Gebilde aussagen lässt.

Das histologische Grundprinzip jeder wirklichen, d. h. für das Leben des Tieres unschädlichen und lange Zeit bewahrten vitalen Färbung ist das Hervortreten von Granulis im

Zellleibe (und zwar nur in diesem); niemals werden Fäden, Netze oder Waben sichtbar, nie färbt sich der Kern.

Nun sind Granula seit langem in den Zellen nachgewiesen worden. Béchamp und Estor haben ihnen unter dem Namen „Mikrozymas“, Altmann unter demjenigen von „Bioblasten“ eine grosse Bedeutung beigelegt. Allein sie wurden nur an fixierten Präparaten dargestellt und können daher, wie Fischer gezeigt hat, blosse Fällungsprodukte von Eiweisskörpern sein, erzeugt durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit auf das im lebenden Zustande möglicherweise granulafreie, homogene Plasma. Dieser Einwand fällt aber bei unseren Versuchen vollkommen weg, hier wurde ja nicht fixiert, sondern lebende Objekte wurden gefärbt.

Wie verschieden die Antwort auf die Frage, was sich im lebenden Objekte färben lässt, bei Denjenigen lautet, welche sich bisher mit vitalen Färbungsversuchen beschäftigt haben, das habe ich bereits in meiner früheren diesbezüglichen Arbeit erörtert. Die allgemeine Meinung geht aber dahin, dass es sich um keine Färbung des lebenden Protoplasmas handelt[1]). Ich habe schon in der erwähnten Arbeit erklärt, dass dieser Glaube „nur einem Vorurteile entspringt, das wir gegenüber der Färbungsmöglichkeit lebender Materie überhaupt hegen, trotzdem sie, wie mir scheint, theoretisch ganz wohl denkbar ist“. In dieser Überzeugung bin ich durch meine neuen Versuche nicht nur bestärkt, sondern auch veranlasst worden, diesem Vorurteile gegenüberzutreten und (hier) die Färbbarkeit des lebendigen, tierischen Protoplasmas als zweifellos möglich

---

1) Fischer z. B. leitet einen Abschnitt seines Werkes (S. 181) mit den Worten ein, dass es „eine allbekannte Thatsache“ sei, dass lebendes Plasma und lebende Kerne sich nicht färben. Für das Plasma der Pflanzenzelle hat aber schon Pfeffer, für ihren Kern Campbell Färbbarkeit im Leben behauptet. Im Protoplasma färben sich, nach Pfeffer, distinkte Elemente, wie Mikrosomen, Grana, Vakuolen.

und in einigen Fällen als erwiesene Thatsache hinzustellen.

Die Einwände, welche gegen die letztere vorgebracht wurden, sind mannigfacher Art. Galeotti war der Meinung, dass es sich bei der Vitalfärbung um einen Farbstoffniederschlag oder um eine Art Phagocytose der Farbstoffteilchen handle. Teichmann stellte sich vor, dass das durch die Einwirkung des Farbstoffes geschädigte Protoplasma in Körnchenform ausfalle. Alle diese Einwände (oder richtiger Meinungen), werden aber durch die direkte Beobachtung der bei der vitalen Färbung stattfindenden Vorgänge selbst widerlegt. Es hat schon O. Schultze, in letzter Zeit auch Arnold[1]), der übrigens die Frage, ob wirklich eine vitale Färbung möglich ist, noch offen lässt, in richtiger Weise darauf hingewiesen, dass jene Elemente, welche den Farbstoff annehmen, sich auch schon in der ungefärbten normalen Zelle nachweisen lassen. Was sich färbt, ist also etwas in der Zelle Präformiertes, es wird nicht erst in sie hineingetragen oder in ihr durch Schädigung ihres Protoplasmas künstlich erzeugt.

Fischer hat in seinem Werke in überzeugender Weise dargethan, dass die Färbung histologischer Elemente sehr wesentlich von ihrer Grösse abhängt. Diese Angaben Fischers beziehen sich und gelten nur für fixierte Präparate, welche, im Gegensatze zu dem hier besprochenen Materiale, Fällungsprodukte mit einem von den lebenden Granulis ganz verschiedenen[2]),

1) Als hier in Betracht kommend sehe ich nur die in letzter Zeit publizierten Versuche Arnolds mit Methylenblau und Neutralrot an. Gegenüber seinen früheren, mit Jodkaliumlösungen angestellten Versuchen scheint mir der Einwand Flemmings, dass durch sie Macerationsquellungen verursacht wurden, vollkommen berechtigt zu sein.

2) Die Auffassung des Aggregatzustandes des lebenden Plasmas selbst ist allerdings bei den verschiedenen Autoren eine verschiedene (vgl. die Ansichten Brückes, Flemmings, Heidenhains, Rhumblers und Albrechts).

nämlich festen Aggregatzustande enthalten; und solche rein mechanische Affinitäten können die Objekte der Färbung eben nur dann entwickeln, wenn sie sich im festen Aggregatzustande befinden. Doch, wollten wir trotzdem vielleicht einen Moment daran denken, dass auch bei der vitalen Färbung physikalische Verhältnisse, wie die Grösse der Granula, die wesentliche Rolle spielen, so sprechen die ermittelten Thatsachen direkt dagegen: Die Grösse der Granula ist, wie namentlich aus dem Verhalten der, Granula der verschiedensten Grösse enthaltenden, Zellen bei Rana temporaria hervorgeht, für den Färbungseffekt nicht entscheidend, denn gleich grosse Granula einer Zelle können bei Einwirkung eines und desselben Farbstoffes gefärbt werden oder aber farblos bleiben.

Sind nun auch die Granula in den Zellen präformiert und ist auch ihre Grösse von keinem ersichtlichen Einflusse auf ihre Färbung, so brauchten sie immerhin noch nicht lebendes Plasma zu sein. Sie könnten auch, wofür sie Ehrlich hält, Stoffwechselprodukte oder, nach Koellikers Ausdruck, passive Produkte des Plasmas oder der Energide sein. Es ist ja, wie ich schon in meiner früheren Arbeit zugab, sicher, dass gerade viele tote Elemente in der Zelle oder in den Geweben manche Farbstoffe begierig annehmen. So sind denn auch gewiss manche bei der vitalen Färbung hervortretende Körnchen nichts anderes als z. B. (in Drüsen) Vorstufen von Sekretbestandteilen oder sonstige, durch den Stoffwechsel in der Zelle erzeugte Produkte. Von diesen, welche später noch aufgezählt werden sollen, abgesehen, zeigen aber die übrigen Granula einige Eigenschaften, welche sie als lebende Elemente der Zellen charakterisieren.

Hier ist zunächst ihre so scharf ausgeprägte Elektivität den Farbstoffen gegenüber zu erwähnen. Wären die dargestellten Granula nur Abfallsprodukte des Stoffwechsels der Zelle, so würden sie auch relativ einfach zusammengesetzte chemische Körper darstellen. Dann aber stünde zu erwarten, dass sie sich zu

Farbstoffen, welche in ihrer chemischen Zusammensetzung einander ähnlich sind, auch in ähnlicher Weise verhalten. Das thun denn auch jene Granula, von welchen nach ihrer Art und nach ihrer Lage schon von vorne herein zu vermuten ist, dass sie thatsächlich Produkte des Stoffwechsels der Zelle darstellen: So z. B. jene an der freien Seite der Zellen der Drüsenöffnungen und Hautsinnesorgane befindlichen Granula, welche die zahlreiche Farbstoffe, und namentlich die zu einer und derselben Gruppe gehörigen, in gleicher Weise annehmen. Ihnen ähnlich verhalten sich auch die Pigmentkörnchen. Die übrigen Granula aber sind den Farbstoffen gegenüber sehr wählerisch; ohne Rücksicht auf Ähnlichkeit der chemischen Konstitution weisen sie den einen ab und nehmen den anderen an[1]). So nimmt unter den versuchten Thiazinen das Methylenblau eine besondere Stellung in dieser Hinsicht ein, unter den einfach basischen Azofarbstoffen das Bismarckbraun, unter den Oxazinen das Nilblau u. a. m. Die Zahl solcher Beispiele liesse sich zweifellos wesentlich steigern, wenn eine noch grössere Menge von Farbstoffen, als es hier geschah, geprüft würde. —

Sehen wir von den Granula färbenden Stoffen ab, so gilt von den übrigen, dass sie, wenn sie nicht direkt giftig wirken, zumeist gar nicht vom lebenden Tiere angenommen werden, und zwar auch dann nicht, wenn sie ihm in starker Lösung angeboten werden. Von den hier geprüften Stoffen gehört die überwiegende Mehrzahl in diese Reihe; Vertreter fast aller chemischen Gruppen gehören ihr an. Sieht man, wie die Larven tagelang in solchen starken Lösungen gehalten werden können, ohne auch nur eine Spur des Farbstoffes anzunehmen, so ist man unwillkürlich versucht, dem Ausspruche Galeottis

1) Ein gutes Beispiel hierfür liefert auch eine Angabe von Michaelis: „Ändert man das Molekül des Janusgrün nur ganz wenig, nimmt man statt des Diäthyl- ein Dimethyl-Safranin, so ist die körnchenfärbende Eigenschaft sofort vernichtet“.

beizupflichten, dass die lebende Zelle sich gegen die Aufnahme von Farbstoffen förmlich „wehrt"; allein die Beobachtung, dass anderseits gewisse Farben angenommen und monatelang ohne Schaden vertragen werden, und namentlich die hochgradige Elektivität jener sich färbenden Elemente in der Zelle spricht dagegen, dass die letzteren nur tote Zerfalls- und Stoffwechselprodukte des lebenden Zellleibes darstellen.

Im Einklange hiermit steht auch das Resultat der letzten, noch zu erwähnenden Farbstoffgruppe: Ihre Vertreter wurden zwar nicht gänzlich abgewiesen, sie färbten aber keine distinkten Zellelemente, sondern verliehen den Larven nur eine diffuse Färbung. Sie werden offenbar, ohne besonders schädlich zu wirken, einfach nur in den Gewebssäften gelöst, ohne eine Verbindung mit dem Zellplasma selbst einzugehen. Bemerkenswert und mit unserer früher gegebenen Auffassung dieser Gebilde übereinstimmend ist es aber, dass die Granula in den Zellen der Drüsenöffnungen und Hautsinnesorgane und, bis zu einem gewissen Grade, auch die Pigmentkörnchen diese Farben zumeist annehmen (vgl. die Fig. 11, 12 und 14), die anderen, als lebend angenommenen Elemente, sie dagegen zurückweisen. Auch hier also tritt die Elektivität der Granula deutlich hervor.

Diese letztere Eigenschaft lässt sich aber auch an den als Teile des lebenden Protoplasma angenommenen färbbaren Körnchen selbst im Einzelnen nachweisen: Dieselben Granula in den Zellen der oberflächlichen Epithellage der Haut, welche sich mit dem Neutralrot z. B. verbinden, lehnen das Methylenblau ab; dieses wird aber wiederum von den Granulis in den Schaltzellen mit ganz besonderer Begierde angenommen und, trotzdem sie auch zum Neutralrot lebhafte Affinität besitzen, nehmen sie es, wenn sie einmal mit Methylenblau gefärbt sind, nur nach längerem Aufenthalte in seiner Lösung an, während sie es umgekehrt gegen Methylenblau sofort eintauschen. — Die Affinität

der Granula der oberflächlichen Epithellage zu den sie färbenden Körpern ist eine sehr verschiedene; während das Neutralrot (und fast ebenso das Bismarckbraun) in gewissen Zellen unverändert durch die ganze Larvenperiode behalten wird, wird das ihm so nahe stehende Neutralviolett sehr bald abgegeben und auch die Verbindung der Granula mit dem Nilblau ist eine nur ganz kurze Zeit dauernde. — Eine so sorgfältige Individualisierung gegenüber den Farbstoffen, wie sie sich in diesem Verhalten zeigt, wäre bei toten, relativ einfach zusammengesetzten und einfacher reagierenden Produkten des Stoffwechsels der Zellen kaum möglich.

Nur in bedingtem Grade lässt sich dagegen auf Rechnung der Elektivität der Umstand setzen, dass zahlreiche Farbstoffe sich bei meinen Objekten ganz anders verhielten als an den von anderen Autoren untersuchten. So fand, um nur einige Beispiele anzuführen, Certes, dass sich lebende Leukocyten mit dem Cyanin färben lassen, das sich für meine Larven als Gift erwies; Przesmicky konnte mit Auramin distinkte Färbungen erhalten und Pfeffer mit einigen hier als Gifte oder als unwirksame Stoffe bezeichneten Farben eine Tinktion des Protoplasmas der Pflanzenzelle erzielen: In allen diesen Fällen handelt es sich um ein von dem meinigen verschiedenes Untersuchungsmaterial und die Differenz der Resultate liesse sich, ob man nun die Färbung als vital auffasst oder nicht, auf eben diese Verschiedenheit zurückführen.

Das Gleiche gilt auch für jene Fälle, bei welchen die Farbstoffe in einer von der hier angewendeten verschiedenen Art auf die Tiere einwirkten: Es ist von wesentlichem Einflusse auf den Erfolg der Färbung, ob man einen Farbstoff durch Injektion in die Blut- oder Lymphbahn, oder durch Verfütterung oder endlich, wie in unseren Versuchen, durch das Medium, in dem die Tiere leben, auf die Gewebselemente der letzteren einwirken lässt. Michaelis hat vor kurzem auf das Janusgrün (Diäthyl-

safraninazodimethylanilin) als vortrefflich für vitale Färbungen geeignet hingewiesen. Bei unseren Larven erwies es sich als völlig unwirksam. Das kommt wahrscheinlich auf Rechnung der Verschiedenheit der Objekte — Michaelis hat an Rana, Triton und Säugetieren gearbeitet —, gewiss aber auch auf Rechnung der verschiedenen Anwendungsart (Injektion). — Auf ähnliche Verschiedenheiten beim Methylenblau hat schon O. Schultze aufmerksam gemacht und es als gewiss sehr auffällig bezeichnet, „dass einerseits die Methylenblau-Infusion Ehrlichs keine Granulafärbung und anderseits die Aufnahme des Farbstoffes vom Darme (zum Teil wohl auch von der Haut) aus keine Nervenfärbung nach sich zieht".

Ist aber auch die Farbenreaktion bei verschiedenen Objekten und namentlich bei verschiedener Untersuchungsmethode nicht immer die gleiche, so sehen wir doch, dass gewisse Farbstoffe sich bei allen auf vitale Färbung hin untersuchten tierischen Organismen als positiv wirkend erwiesen haben[1]). Wenn nun aber die Amöbe oder die Zelle einer Spongie und die verschiedensten Gewebselemente eines

1) Ich verweise hier nur auf die Angaben von Przesmicky, Prowazek, Loisel, Mitrophanow, O. Schultze, S. Mayer, J. Arnold u. a. Auf eine ausführliche Darstellung der Litteratur kann ich hier nicht eingehen, auch nicht, wie ich gleich bemerken will, in dem späteren, allgemeinen Fragen über Zellstrukturen gewidmeten Kapitel. Ihrer Wichtigkeit entsprechend sind diese Gegenstände Anlass zu zahlreichen Arbeiten gewesen, deren genaue Aufzählung weit über den Rahmen dieser Mitteilung hinausgeht. Ich werde nur einzelne von ihnen, soweit es notwendig erscheint, ausdrücklich im Texte erwähnen und verweise im übrigen auf das beigegebene Litteraturverzeichnis, welches, wenn es auch naturgemäss nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, dennoch die wichtigeren jener Arbeiten enthält, welche für die hier erörterten Fragen in Betracht kommen. Im übrigen hat, bis in die letzte Zeit, Flemming ausgezeichnete Referate über diese Arbeiten geliefert, auf welche ich verweisen hier kann. — Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine Mitteilung von Plato („Über die vitale Färbbarkeit der Phagocyten des Menschen u. s. w.", Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 56, H. 4), deren Resultate zwar für die Färbbarkeit von Leukocyten und intracellulären Mikroorganismen wichtig sind, eine Verallgemeinerung aber nicht erlauben.

Amphibiums oder Säugetieres nach Behandlung mit diesen Farbstoffen (Methylenblau[1]), Neutralrot, Bismarckbraun und Nilblau) übereinstimmend Granula in ihrem Plasma hervortreten lassen, so ist das wohl eher darauf zurückzuführen, dass diese letzteren gewisse, allen tierischen Plasmaarten gemeinsame Bestandteile, nicht aber ihnen allen in gleicher Weise zukommende Stoffwechselprodukte darstellen. Denn die letzteren werden schwerlich (auch in annähernd gleicher Menge) in der Amöbe dieselben sein wie z. B. in der Hautepithel-, oder Ganglien- (Arnold), oder Knorpelzelle einer Amphibienlarve, wohl aber ist, nach allgemeiner Meinung, der Grundtypus der Zusammensetzung des tierischen Protoplasma, trotz spezifischer Verschiedenheiten im Einzelnen, ein einheitlicher und demgemäss auch ähnlich reagierender. Die von ihm erzeugten Stoffwechselprodukte müssen aber bei den verschiedenen Tieren, infolge ihrer verschiedenen Nahrung und Organisation, wesentlich verschiedene sein.

Auf einen Unterschied der Granulierung dagegen soll zunächst hier kein Gewicht gelegt werden: Wenn in verschiedenen Zellarten desselben Tieres oder in der gleichen Zellform bei verschiedenen Larvenarten ganz konstant eine für jede von ihnen charakteristische vitale Färbungsart zu erzielen ist, wenn Zahl, Grösse und Lagerung der Granula in ihnen stets eine gerade nur für sie typische ist — ich erinnere hier an die Schalt-, die Flimmer- und die gewöhnlichen Epithelzellen, welch letztere an den verschiedenen Körperstellen verschieden granuliert sind — so braucht man noch nicht gleich an Verschiedenheiten ihres Protoplasmas zu denken; denn in diesen verschiedenen Zellarten könnten ja auch die Stoffwechselprodukte in verschiedener Form und Anordnung angehäuft und daher ihre Färbung eine typisch verschiedene sein.

1) Das Plasma der Pflanzenzelle wird durch diesen Körper, nach Pfeffer, nicht gefärbt.

Ist aber auch aus diesem Grunde die Form und Anordnung der Granula als Stütze für unsere Schlussfolgerung zunächst nicht zu verwenden, so ist es doch, in gewissen Zellen wenigstens, ihre Zahl. Diese müsste, wenn man die Granula für blosse Abfallsprodukte des Stoffwechsels der Zellen halten würde, in den meisten der letzteren eine auffallend grosse genannt werden. Allein würden wir auch diese Möglichkeit für die meisten Zellformen zugestehen, jene vorne am Kopfe und in der kreisförmigen, Flimmerzellen enthaltenden Zone um die Nasenöffnung befindlichen Zellen würden diese Ansicht als nicht haltbar erscheinen lassen: Denn sie sind, besonders nach Neutralrotfärbung (Fig. 46, Taf. XLII) so ausserordentlich dicht von (gefärbten) Granulis erfüllt, dass man an ihnen fast nichts anderes als eben die Granula wahrnehmen kann. Wären hier die gefärbten Elemente thatsächlich nur Abfallsprodukte des Stoffwechsels, so müsste man sich billigerweise fragen, wo denn eigentlich die lebendige Substanz dieser Zellkörper vorhanden sei, und es wäre ganz undenkbar, dass die verschwindend geringe Menge derselben eine im Vergleiche mit ihr so kolossale Menge „passiver Produkte der Energie" ständig und normalerweise liefern könnte. Die Reaktion dieser Zellen spricht entschieden dafür, dass hier eine Färbung eines lebendigen Bestandteiles[1]) des Zellkörpers vorliegt; was aber für sie gilt, gilt wohl auch für die anderen Zellformen und daraus folgt des weiteren, dass jene erwähnten, typisch verschiedenen Granulie-

[1]) Ich möchte hier ausdrücklich bemerken, dass ich diesen Satz nur für die granulären Elemente und, im Besonderen, für die von mir untersuchten Objekte vertrete. Ob aber auch anderen zur vitalen Färbung gerechneten Reaktionen, wie z. B. der Methylenblaufärbung der Nervenfasern, die gleiche Bedeutung zukommt, lasse ich hier unentschieden. Ein Beweis dafür, dass solche gefärbte Nerven noch funktionieren liegt nicht vor und es kann dies daher auch bezweifelt werden (Fischer). — Die hier gefärbten Zellen funktionierten aber gewiss noch lange nach ihrer Färbung.

rungsarten auch typisch verschiedenen Plasmaarten entsprechen dürften.

Wie auf die soeben erwähnte Zellform, so darf ich wohl auch, in gleicher Begründungsweise, auf die Reaktion der Klasmatocyten hinweisen: Ihre so zahlreichen, regelmässig geformten und gruppierten Farb-Granula dürften wohl eher protoplasmatische Elemente, als tote Produkte der chemischen Vorgänge in der Zelle darstellen.

Im Einklange mit dieser Erklärungsart der histologischen Befunde steht auch der folgende Umstand. Gegenüber den Granula färbenden Stoffen im Besonderen besteht, wie erwähnt wurde, eine Elektivität auch in dem Sinne, dass sie verschieden lange von den Granulis festgehalten werden, am längsten das Neutralrot. Wenn wir nun sehen, dass das Hautepithel einer damit gefärbten Larve noch sieben Monate nach vollzogener Färbung das in der Fig. 44 wiedergegebene Bild darbietet, das sich nur in einem — für unsere Auffassung aber gerade günstigen — Punkte von dem unmittelbar nach der Färbung erhaltenen unterscheidet, so können wir wohl unmöglich daran denken, dass es sich hier um eine Färbung von Stoffwechselprodukten handelt. Es ist, wie ich glaube, undenkbar, dass die Stoffwechselprodukte in den Zellen eines ganzen Organes durch volle sieben Monate unverändert in Zahl, Form und Lage verbleiben, während die Tiere, wenn auch in etwas herabgesetzter, so doch in normaler Weise alle ihre Funktionen versehen. Irgend welche, wenn auch geringfügige Änderungen müssten sich da konstatieren lassen. Dass sie übersehen worden wären, ist sehr unwahrscheinlich, denn die Larven wurden kontinuierlich während dieser Zeit untersucht und es wurde gerade auf diesen Punkt, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, ganz besonders geachtet. Keinesfalls besassen diese eventuell doch vorhandenen Änderungen einen irgendwie der langen

Beobachtungsdauer entsprechenden und zur Stütze der hier bekämpften Anschauung verwertbaren Grad.

Das Bild in Fig. 44 unterscheidet sich, wie erwähnt, nur in einem Punkte von dem unmittelbar nach der Färbung erhaltenen: Durch die Farblosigkeit der sogenannten Mucingranula der Leydigschen Zellen. Wie immer man über die Natur derselben denken mag, jedenfalls stellen sie in ihrer Gänze kein völlig normales, lebendes Plasma dar; sie nehmen nun den Farbstoff wohl an, geben ihn aber, im Gegensatz zu den anderen Granulis sehr bald wieder ab, ganz entsprechend unserer Annahme, dass Elemente, welche entweder selbst Stoffwechselprodukte darstellen, oder zu ihnen in naher Beziehung stehen, infolge ihrer rascheren chemischen Umsetzungen sehr bald nach der Färbung ihr Bild ändern müssen.

Werden dagegen die übrigen, lange Zeit unverändert bleibenden Granula als Teile des lebenden Protoplasmas aufgefasst, so ist die Konstanz ihrer Form und Färbung weniger auffällig; Form und Anordnung solcher Plasmaelemente braucht sich zweifellos nicht in ersichtlicher Weise zu ändern, wenn auch die normalen Funktionen nach wie vor von ihnen besorgt werden, und wenn sie auch eine Verbindung mit einem Farbstoffe eingegangen sind. Dass das morphologische Bild einer Zelle für ihre verschiedenen funktionellen Phasen ein verschiedenes sein dürfte, dass wir also von einer „funktionellen Struktur" (Roux, Albrecht-Schmaus) derselben sprechen können, ist ja sehr wahrscheinlich; allein diese Änderungen werden die Anordnung der lebenden Plasmaelemente, die doch eine typische und gesetzmässige sein muss, kaum in so hohem Grade beeinflussen, dass sie, besonders am lebenden Objekte, auch in auffälliger Weise zu Tage treten müssten, wie dies von Stoffwechselprodukten während einer so langen Beobachtungsdauer ohne weiteres zu erwarten ist. Und was die Färbung dieser

Granula betrifft, so steht es mit ihrer Auffassung als lebender Plasmateilchen sehr wohl im Einklange, dass diese Beladung mit Farbstoffen für die Tiere doch nicht ganz gleichgültig ist. Es wurde schon erwähnt, dass sie ihren ungefärbt gebliebenen Altersgenossen nicht unbeträchtlich an Grösse zurückbleiben, und sich auch viel später zur Metamorphose anschicken [1]) — und zwar erst dann, wenn sie den Farbstoff wieder abgegeben haben. Gewisse Affinitäten dieser Plasmaelemente sind eben durch die Farbstoffe gesättigt worden, sodass ihre normalen Funktionen, wenn auch nicht verhindert, so doch beeinträchtigt wurden. Zu Ende der Larvenperiode, bei Beginn der Metamorphose, ändert sich aber der morphologische Charakter der (hier in Betracht kommenden Haut-) Epithelzellen und damit parallel gehen gewiss nicht unbeträchtliche chemische Umsetzungen in ihnen einher, welche zur Abscheidung oder Zersetzung des aufgenommenen Farbstoffes führen.

Aber die Granula sind deshalb nicht geschwunden: Man kann sie sofort wieder in Evidenz bringen, wenn man diese (oder überhaupt abgeblasste) Larven neuerlich in eine Farblösung versetzt. Wenn das Färbungsbild einer so alten Larve sich natürlich, entsprechend den vollzogenen Änderungen des Epithelcharakters, von dem eines sehr jungen Tieres in einigen Punkten unterscheidet, die darstellbaren Granula sind, im wesentlichen die gleichen.

Aus all den angeführten Gründen geht also zweifellos mindestens das hervor, dass jene färbbaren Granula Elemente darstellen, welche konstant und in unveränderlicher Form den Zellen zukommen, also förmlich

---

1) Aber nur bei Farbstoffen, welche die hier gemeinten Granula lange Zeit festhalten. Das Nilblauchlorhydrat z. B. wird dagegen rasch von ihnen abgegeben, von den Pigmentkörnchen aber beibehalten. Und so bleiben denn auch diese Larven, trotzdem sie infolge der Färbung ihrer Pigmentkörnchen grün erscheinen, in ihrer Entwickelung den normalen gegenüber nicht zurück.

zu ihrem „eisernen Bestande“ gehören. Solche Elemente sind aber, wofür auch die früher erwähnten Umstände sprechen, aller Wahrscheinlichkeit nach, eher lebende Protoplasmateile als tote, passive Produkte der „Energide“. — Ein diagnostisch absolut sicheres morphologisches Merkmal des „Lebens“ giebt es freilich nicht. Erwägen wir aber alle bisher erörterten Umstände über das Verhalten der Granula, so sprechen sie entschieden zu Gunsten der ausgesprochenen Auffassung derselben. —

Einige Farbstoffe (so das Methylenblau, Neutralviolett, das Nilblau, die Violettfarben) besitzen, wie berichtet wurde, auch die Fähigkeit, die Pigmentkörnchen, wenigstens die in den Epithelzellen befindlichen, zu tingieren. Diese Thatsache ist an sich schon interessant, da sie zeigt, dass diese eine Eigenfärbung besitzenden Elemente auch noch Farbenaffinitäten zu entwickeln vermögen; sie ist aber auch mit Rücksicht auf die obigen Erörterungen von Bedeutung: Die Beladung der Pigmentkörnchen mit den Farbstoffen ist, für sich allein, für die Larven vollkommen unschädlich; das zeigt sich sehr deutlich beim Nilblauchlorhydrat. Die blauen, nach unserer Auffassung lebendem Protoplasma entsprechnden Granula entfärben sich da sehr bald; die Pigmentkörnchen aber behalten ihre intensiv grüne Farbe ausserordentlich (Monate) lange und trotzdem entwickeln sich diese grüngefärbten Larven ebensogut wie ihre ungefärbten normalen Genossen. Die Pigmentkörnchen stellen eben zweifellos keine, jenen lebenden Protoplasmateilchen funktionell gleichwertige Elemente vor [1]) und ihre Beladung mit Farbstoffen ist daher für die normalen Funktionen der Zellen von keinem ersichtlichen Schaden begleitet. Das zähe Festhalten des einmal angenommenen Farbentones hat nichts Überraschendes

[1]) Altmann allerdings fasst, ohne genügende Begründung, auch die Pigmentkörnchen als „Bioblasten“ auf. — Es sind übrigens gewiss nicht alle „Pigment“-Körnchen biologisch gleichwertige Elemente.

an sich, da die chemischen Veränderungen dieser Einschlüsse des Zellleibes wohl nur sehr langsam vor sich gehen werden. Geht die Färbung langsam zurück, so treten die verschiedensten Mischfarben zwischen der normalen und der betreffenden, künstlich erzeugten Tinktion der Pigmentkörnchen auf.

Hinzuweisen wäre hier auch auf den Umstand, dass entsprechend dem angenommenen Gegensatze zwischen Pigmentkörnchen und Granulis, gerade jene Stoffe, welche die Pigmentkörnchen am besten färben, entweder gar keine, oder nur eine unvollkommene Färbung der übrigen (vitalen) Granula hervorrufen. So lassen sich durch die Violettfarben überhaupt keine, durch das Methylenblau nur gewisse Granulaarten färben und die mit Nilblau und Neutralviolett darstellbaren behalten diese Farben weit weniger lange als das Neutralrot, welches seinerseits die (dunklen) Pigmentkörnchen unverändert lässt. — Es ist ferner noch daran zu erinnern, dass im allgemeinen jene Zellen, welche viele Pigmentkörnchen enthalten, wenige Granula aufweisen, und umgekehrt. Pigmentgehalt und granulareiche lebende Substanz stehen in einem gewissen Gegensatze und offenbar ist auch der Stoffwechsel der Zellen je nach ihrem Reichtum an dieser oder jenem ein verschiedener. —

Nicht alles, was sich in der lebenden Zelle färben lässt, braucht übrigens, wie schon die Tinktion der Pigmentkörnchen zeigt, lebendem Plasma anzugehören. Jene amorphen, die Farbstoffe so leicht annehmenden Massen in den Kiemen (Fig. 32 und 55) und im Knorpel (Fig. 31); die eine, fast durch alle Stoffe färbbare Körnchenart in den Zellen der Drüsenöffnungen [1]) und Hautsinnesorganen (Fig. 65), sowie wahrscheinlich auch die Körnchen in den roten Blutkörperchen, stehen zu den lebenden Strukturelementen der Zelle in keiner

[1]) Ihre eventuelle Beziehung zu Sekretionsvorgängen bleibt hier unerörtert (vgl. die Arbeiten von Müller, Held und Solger).

unmittelbaren Beziehung. Ein striktes Urteil über die verschiedenen Arten der Granula in den Muskelfasern dagegen wage ich nicht zu fällen, wie es ja überhaupt in einzelnen Fällen nicht leicht möglich sein wird, gewisse färbbare Granula den lebenden oder leblosen Zellenelementen zuzuzählen. —

Was die Möglichkeit der Darstellung der Granula der ersteren Art betrifft, so kann sie wohl als eine allgemeine bezeichnet werden: Sie sind in den Epithelzellen der Haut und des Darmes, in Endothel-, Drüsen-, Bindegewebs-, Knorpel- und (glatten) Muskelzellen (O. Schultze), in weissen (und roten?) Blutkörperchen und, von Arnold, auch in Ganglienzellen[1]) nachgewiesen worden. Die Entscheidung, ob sie alle gleichwertige und gleichartige Gebilde darstellen, dürfte nur durch ausgedehntere Versuche mit Mehrfachfärbungen zu erlangen sein. — Zweifellos dagegen werden sie durch kinetische Vorgänge in der Zelle beeinflusst und erfahren bei der Karyokinese ähnliche Lageveränderungen, wie ich sie für die Granula in den Echinodermeneiern beschrieben habe. Ein Beispiel dafür giebt übrigens die Figur 56 (Taf. XLII): Die am rechten Rande der Figur gezeichnete Schaltzelle, die in Teilung begriffen war, zeigte eine regelmässige Anordnung ihrer Granula in zwei Haufen.

Für alle Farbstoffe gilt aber, ausnahmslos, dass sich Granula nur im Zellleib, niemals im Zellkerne, darstellen lassen. Dieser letztere färbt sich nur dann, und zwar diffus, wenn die Zelle bereits abgestorben ist. Przesmicky und Campbell[2]) ist es allerdings gelungen, auch an der lebenden Zelle eine Kernfärbung zu erhalten; aber ihre Untersuchungsobjekte (Protozoen, Pflanzen) unterscheiden sich

1) Fraglich bleibt hier ihre Stellung zu den sogen. Nissl-Körpern. Während Flemming, Lénhossek und Arnold die letzteren für präexistente Gebilde halten, erklärt sich Held dagegen.

2) Über die ähnlichen Angaben von Brandt, Certes, Henneguy und Danilewsky vgl. die Referate bei Przesmicky.

einmal sehr wesentlich von den hier benützten und ferner handelt es sich bei ihnen nicht um die für die vitale Färbung charakteristische und für die Erforschung der Zellstruktur allein wichtige Hervorhebung von Granulis, oder um die Färbung distinkter Kernbestandteile (wie der Chromosomen), sondern zumeist nur um eine diffuse Durchtränkung des Kernes mit dem Farbstoffe. Diese letztere ist auch bei unseren Objekten manchmal beobachtet worden; so konnte besonders bei einigen der Violettfarben, an den leicht tingierten Zellen der ventralen Bauchwand auch der Kern im Ganzen schwach gefärbt erkannt werden, niemals aber traten bestimmte Elemente desselben gefärbt hervor. Nach dem Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen müssen wir den Schluss ziehen, dass sich der lebende Kern, der Metazoenzellen wenigstens, in seiner Reaktion gegenüber den Farbstoffen prinzipiell vom Zellleibe unterscheidet, besonders dadurch, dass sich keine Granulafärbung an ihm darstellen lässt. Da bei der vitalen Färbung rein physikalische Faktoren, wie z. B. die Grösse der Granula, nicht jene Rolle spielen, die ihnen Fischer bei der Färbung fixierter Präparate zugewiesen hat, so liegt es nahe, vor allem an chemische Unterschiede zu denken. Welcher Natur dieselben aber sind, vermögen wir heute nicht anzugeben, so verlockend es auch scheint, an eine Verschiedenheit der Reaktion zu denken: Da nur basische Farben vom Zellleib angenommen werden, so besitzen vielleicht seine Granula, im Gegensatze zu denen des Kernes, eine von der basischen verschiedene Reaktion. Es ist interessant, dass auch die bei der Färbung fixierter Präparate erhaltenen Resultate bisher auf eine ähnliche Verschiedenheit zwischen Zellleib und Zellkern (Acido-, Basophilie u. a.) zurückgeführt wurden [1]; da aber die chemische Theorie

[1] Ehrlich, der das Neutralrot zuerst anwandte, führt die verschiedenen Farbentöne der Granula des Zellleibes gleichfalls auf Verschiedenheiten der Reaktion derselben zurück.

dieser Färbungsart durch Fischer entschieden bekämpft wurde, will ich auf diese Verhältnisse hier nicht weiter eingehen, und verweise nur noch weiter unten auf ähnliche Resultate, zu welchen Altmann bei seiner Methode der Granuladarstellung gekommen ist. —

Diese Erörterungen führen uns zu der Frage, in welcher Weise die lebende Zelle die Farbstoffe in sich aufnimmt. An eine Assimilation, wie sie, ebenso für Farbstoffe, wie für Fette, Altmann, Krehl und Metzner annehmen, ist hier nicht zu denken. Die Art und Weise, in welcher die Epithelzelle Stoffe an sich zu ziehen vermag, hat, ganz allgemein, Czermak präzisiert: Es kann das aktiv, und zwar in diesem Falle durch Phagocytose oder durch Einsaugen (Myzocytose), und passiv durch Diffusion (und Osmose) geschehen. Die erstere Art ist hieraus geschlossen; die zweite kommt, weil nur für kolloide Substanzen geltend, nicht in Betracht, und nur die dritte bleibt also übrig. Allein, wenn auch die Diffusion, nach meiner Meinung, der physikalische Weg ist, auf welchem die Farbstoffaufnahme sich vollzieht, im Näheren ist dieser Vorgang doch noch nicht ganz klar zu übersehen. Rhumbler, der physikalischen Problemen im Zellleben mit ausserordentlicher Vertiefung und Sachkenntnis nachgeht, berührt im Anschlusse an sein Referat über meine frühere Arbeit diese Frage, und ich möchte hier seine Meinung hierüber einfach wiedergeben. Rhumbler erklärt (110, S. 602): „Unabhängig von der Frage, ob lebende oder nicht lebende Substanzen bei den Vitalfärbungen den Farbstoff aufnehmen, bleibt ein mechanisches Problem, wie diese Farbstoffe durch den lebenden Protoplasmaleib hindurchkommen; denn die in dem Protoplasmaleib eingeschlossenen Granula sind nur durch den Plasmaleib hindurch zu erreichen; bei gänzlicher Entfärbung des Aussenwassers wird man kaum annehmen dürfen, dass der Farbstoff durch Diffusion mit Wasser zugleich in den Zellleib eintritt und dann an den Granulis haftet, während das Wasser

wieder nach aussen tritt; denn unter solchen Umständen müssten ungeheure Wassermengen durch den Zellleib hindurchtreten, was bei dem Fehlen einer pulsierenden Vakuole kaum ohne entsprechende sichtbare Strömungen im Aussenmedium, die nicht vorhanden sind, abgehen könnte. Mir scheint die Annahme prüfungswert, dass der Protoplasmaleib der Embryonalzellen die einzelnen Farbstoffteilchen bezw. Farbstoffmoleküle mit seiner Oberflächenschicht auf Grund der oben für grössere — wenn auch immer sehr kleine — Fremdkörper referierten Importgesetze[1]) einzeln in sich hineinzieht, und dass dann durch Diffusion im Aussenmedium die von dem Protoplasmaleib weggenommenen Farbteilchen stets durch neue ersetzt werden, sodass die Farbstoffaufnahme von Seiten der Zelloberfläche so lange fortgesetzt im Gange bleibt, als noch Farbstoffteilchen durch Diffusion (im Aussenwasser, also nicht Diffusion im Zellleib) an die Zelloberflächen herangebracht werden. — Moleküle müssen — unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn keine sonstigen Kräfte auf sie wirken, bei entsprechender Adhäsion ganz besonders kräftig importiert werden. — Sobald ein Molekül einer gelösten Substanz zu der Protoplasmaoberfläche einer Zelle eine grössere Adhäsion als zu seinem Lösungsmittel besitzt, muss es bei der Berührung der Zelloberfläche in den Zellleib eintreten; das steht fest. Die Adhäsion der Zelloberfläche ist erst dann befriedigt, wenn sie sich hinter dem Molekül geschlossen hat."

Dass einige Momente dafür sprechen, dass der aufgenommene Farbstoff mit den ihn aufnehmenden Körpern auch eine chemische, wenn auch nur eine lockere Verbindung eingeht, habe ich schon in meiner früheren Arbeit, auf die ich in dieser Hinsicht verweise, ausgeführt. Sicher entscheiden kann ich das naturgemäss nicht. Rhumbler meint, dass von Seite der von ihm referierten

1) Rhumbler, S. 592. Nach Rhumbler wäre also möglicherweise gerade diese Anziehung von Seite der Oberflächenschicht das Wesentliche, die Diffusion nur ein sekundäres Hülfsmoment.

Importgesetze aus die Annahme einer chemischen Verbindung bei der vitalen Färbung nicht notwendig sei, „da grosse Adhäsion sehr wohl ohne chemische Reaktion bestehen kann, ebenso wie eine Beschränkung der Quantität der annehmbaren Substanz aus den Importgesetzen nicht resultiert, da ja natürlich die Oberfläche, nachdem sie sich über jedem einzelnen Molekül geschlossen hat, sofort wieder für neue Moleküle importfähig sein muss". Allein er verkennt nicht, dass dann diese Vorgänge, vom Standpunkte der Gesetze der Osmose aus betrachtet, auf namhafte Schwierigkeiten stossen. „Das Protoplasma würde sich den aufgenommenen und dann in ihm suspendierten Molekülen gegenüber voraussichtlich wie ein Lösungsmittel den Molekülen der gelösten Substanz gegenüber verhalten müssen. Der osmotische Druck ist aber vom Lösungsmittel unabhängig; und es könnten sich daher in einer Raumeinheit des Protoplasmas nicht mehr Moleküle der aufgenommenen Substanz ansammeln, als in einer Raumeinheit des umgebenden Mediums. Eine chemische oder wenigstens molekulare Umwandlung der aufgenommenen Substanzen wäre von dieser Seite aus zum mindesten Erfordernis, um die Mehransammlung im Protoplasma zu erklären, ob sie aber allein durch eine solche erklärt werden könnte, bliebe jedoch auch so noch fraglich." Der Widerspruch, der hier zwischen den Folgerungen aus den osmotischen Gesetzen und denen aus den Importgesetzen vorliegt, deutet vielleicht, nach Rhumbler, auf noch unbekannte physikalische Wirkungsweisen hin, deren Kenntnis möglicherweise auch jene Widersprüche lösen würde, welche sich bei den Resorptions- und Exkretionsvorgängen von Epithelien gegen die Gesetze der Diffusion ergeben haben. — Die Möglichkeit der Entstehung einer chemischen Verbindung und die gekennzeichnete Anziehungs- und Diffusionswirkung zugegeben, bliebe aber immer noch zu erklären, warum nur der Zellleib, nicht auch der Zellkern, an diesen Vorgängen Teil nimmt.

Galten die bisherigen Erörterungen der Bestimmung des Charakters der Granula und dem Versuche, die Art des Zustandekommens ihrer Färbung zu erklären, so verbleibt uns nunmehr noch, die Bedeutung, welche ihnen hinsichtlich der Architektur des Zellleibes zukommt, zu bestimmen. Sie wäre auch in dem Falle nicht zu unterschätzen, wenn sämtliche Granula toten Inhaltseinschlüssen der Zelle entsprächen; ist aber natürlich um so höher anzuschlagen, wenn sie, nach dem früher Gesagten, zum grössten Teil wenigstens, als lebende Plasmateile anzusehen sind.

Da die herrschenden Ansichten über Zellstrukturen sich vorwiegend auf fixierte Präparate stützen, und für uns zunächst nur die Granulalehre in Betracht kommt, so fragt es sich, wie sich die ihr zu Grunde liegenden auf künstlichem Wege gewonnenen Granulabilder[1]) mit den bei vitaler Färbung erzielten vergleichen lassen. Leider liegt zur Entscheidung dieser Frage kein genügendes Material vor. Jene Objekte, die mit den Methoden Altmanns auf Granula hin untersucht wurden, hat man bisher teils gar nicht, teils nicht ausgiebig genug vital zu färben versucht, sodass ein Vergleich der bei beiden Methoden erzielten Resultate nicht durchführbar ist. Dies gilt auch — allerdings in entgegengesetztem Sinne — für meine Untersuchungsobjekte. Es steht aber nach meiner Meinung zu erwarten, dass, sobald ein derartiger Vergleich möglich sein wird, sich eine auffällige Analogie der in bestimmter Weise (mit den Methoden Altmanns und und vielleicht auch Bendas) fixiert und der vital gefärbten Objekte, in einigen Punkten wenigstens,

---

1) Hierher gehören die Untersuchungen Altmanns und seiner Anhänger, wie auch die von Benda über seine „Mitochondria".

2) Einen scharfen Ausdruck hat Demoor diesem Unterschiede mit folgenden Worten verliehen: „La vie du noyau est essentiellement différente de celle du protoplasma."

ergeben wird. Hierfür spricht, dass quergestreifte Muskelfasern nach Behandlung mit den spezifischen Granula-Methoden (Altmann, Galeotti) eine ganz ähnliche Granulierung aufweisen, wie nach der vitalen Färbung. Eine weitere auffällige Übereinstimmung zeigt sich darin, dass auch bei der Altmannschen Färbung fixierter Präparate keine Granula im Kern auftreten. Er selbst macht auf dieses Ergebnis seiner Untersuchungen aufmerksam (S. 50) und schliesst, wie auch hier aus den Resultaten der vitalen Färbung gefolgert wurde, auf durchgreifende Verschiedenheiten zwischen dem Inhalt des Kerns und des Zellleibs[2]. „Alle unsere Bilder, welche innerhalb des Zellleibs die mit Säurefuchsin gefärbten Granula zeigen, haben daneben den Kern im ungefärbten Zustande." So wahrscheinlich also auch eine gewisse Übereinstimmung zwischen den vital und fixiert gefärbten Granulis zu erwarten steht, Sicheres lässt sich hierüber heute noch nicht aussagen und es kann daher auch die eine Methode nichts für die andere beweisen. —

Für die Entscheidung der Frage, welche Bedeutung die Granula hinsichtlich der Zell-Architektur besitzen, muss zunächst festgestellt werden, welche Rolle den Granulis im Leben der Zelle zufällt. Hier kommen zunächst zwei Anschauungen für uns in Frage. Altmann hat bekanntlich den mit seinen Methoden darstellbaren Granulis eine ausserordentlich hohe Bedeutung beigelegt. Für ihn ist die morphologische Einheit der lebendigen Substanz nicht die Zelle, sondern das Granulum, der „Bioblast" (Plastidule, Maggi). „Der Bioblast ist die morphologische Einheit der organisierten Materie, von welcher alle histologischen Erwägungen in letzter Instanz auszugehen haben." Die Zelle ist eine Kolonie von Granulis und die Fäden, die man in ihr wahrnimmt, sind durch Verschmelzung vieler Granula miteinander entstanden. Diese Anschauungen Altmanns[1]) sind zu ungenügend unterstützt, um Anspruch

[1]) Sie haben durch Münden noch eine phantastische Weiterbildung erfahren.

auf eine allgemeine Anerkennung zu besitzen. Es ist aber Altmanns grosses Verdienst, auf die Granula als zweifellos wichtige Elemente der Zelle hingewiesen und ihre Darstellung in zielbewusster Weise versucht zu haben. Von ihrer Auffassung im Sinne Altmanns bin ich dagegen weit entfernt und glaube übrigens, dass es, mit Rücksicht auf die Untersuchungen Fischers, notwendig sein wird, näher zu untersuchen, was bei den Altmannschen Methoden echte Granula und was bloss Fällungs- oder Pseudogranula (Fischer) darstellt.

Die zweite Ansicht, die über die Granula ausgesprochen wurde, rührt von Arnold her. Die Zellsubstanz besteht nach diesem Autor aus, eventuell zu Fäden aneinandergereihten, Formelementen, den sogen. „Plasmosomen“[1]), welche ihrerseits Körner von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen (Endosomatien, Somatien) einschliessen. Die Granula sollen nun umgewandelte Strukturelemente der Zellen, hervorgegangen aus einer Metamorphose der Plasmosomen sein; sie sind, nach Arnold, körnige Ausscheidungsprodukte der letzteren. Die gefärbten und daher allein sichtbaren sollen aber nur einen kleinen Teil der körnigen Strukturbestandteile der Zellen darstellen, und zwar diejenigen, welche bereits eine Umwandlung erfahren haben. Es sei aber auch möglich, dass Granula vorkommen, welche zu Strukturelementen nicht in Beziehung stehen. In Übereinstimmung mit diesen seinen theoretischen Anschauungen will nun Arnold direkt beobachtet haben, dass die Granula nicht nur unter sich, sondern auch mit zweifellosen Strukturelementen, z. B. Fäden in der Zellsubstanz, zusammenhängen, derart, dass sie in letztere eingebettet erscheinen; ferner, dass sich Übergänge von gefärbten zu ungefärbten, von grösseren zu kleinsten Gebilden, den Plasmosomen, vorfinden. Dies beweise, dass die Granula aus der Umwandlung von Plasmosomen hervorgehen.

[1]) Dieser Name wird allerdings von Ogata und Nicolaides-Melissinos in einem ganz anderen Sinne als von Arnold gebraucht.

Diesen thatsächlichen Angaben Arnolds muss ich, soweit es die allein entscheidenden vitalen Färbungen (und meine Untersuchungsobjekte, die sich wohl prinzipiell nicht von anderen unterscheiden werden) betrifft, entgegentreten. Niemals vermag man einen solchen Zusammenhang und eine solche Entstehungsweise der Granula nachzuweisen, sie sind vielmehr vollständig isolierte, vollkommen für sich abgeschlossene und keinerlei ersichtlich bedeutendere Veränderungen aufweisende Gebilde. Ich vermag also in den Granulis weder Umwandlungsprodukte irgend welcher „Plasmosomen", noch auch diese selbst anzuerkennen. Ich stimme wohl gerne mit Arnold, der übrigens selbst seine Anschauungen einstweilen als hypothetische hinstellt, darin überein, dass alle über die Granula ermittelbaren Thatsachen „für unsere Erkenntnis der Struktur und Architektur der Zellen, sowie der biologischen Prozesse in ihnen als bedeutungsvoll anerkannt werden müssen", glaube aber, dass wir heute zu den von Arnold gezogenen Folgerungen nicht berechtigt sind und noch weniger in die Überschätzung, die die Granula von Altmann erfahren haben, verfallen dürfen. Ich sehe in ihnen, ähnlich wie Flemming, zwar Gebilde von vitaler Bedeutung, aber keine Elementarorganismen, sondern Elementarorgane der Zelle, welch letztere uns als morphologische und physiologische[1] Einheit zu gelten hat. Auch sind nicht alle Granula gleichwertige Elemente; wenn einzelne aktive Gebilde repräsentieren, stellen andere (vgl. S. 501) nicht selbstthätige Organe, sondern passive Einschlüsse der Bionten (etwa Alloplasten im Sinne Rouxs) dar, und die Sonderung dieser beiden Arten wird jedenfalls noch vieler Mühe bedürfen. —

[1]) Das Letztere allerdings mit einer gewissen Beschränkung. Denn die selbständige Existenzfähigkeit, die streng genommen, zu diesem Begriffe gehört, kommt der im Verbande mit anderen stehenden Metazoenzelle nicht zu. Vgl. hierüber Schencks Arbeit.

Die konstante Einlagerung dieser Elemente im Protoplasma muss bei dem Versuche, sich eine Vorstellung über die Architektur der Zelle zu bilden, wesentlich mit in Betracht kommen. Und das um so mehr, als gewiss noch nicht alle Granula durch unsere Versuche dargestellt werden konnten; sehr wahrscheinlich sind viele unsichtbar geblieben und es wird erst durch weitere Versuche, vielleicht, gelingen, alle in den Zellen enthaltenen Granula ersichtlich zu machen. Aber, nehmen wir an, es wären thatsächlich nur die hier dargestellten in den Zellen vorhanden, so tritt ihre morphologische Bedeutung auch da schon an einer bestimmten Zellart ganz besonders deutlich hervor: Der Zellleib jener vorne am Kopf und um die Nasenöffnung befindlichen Zellen ist so dicht von ihnen erfüllt, dass die Masse des zwischen den Granulis eventuell vorhandenen lebenden Plasmas dagegen ganz zurücktritt. Dem Körper dieser Zellart müssen wir einen vorwiegend granulären Bau zuschreiben, die eventuell in ihm noch vorhandenen fädigen oder netzigen Elemente können nur einen sehr geringen Bruchteil seiner (lebenden) Bestandteile bilden. Dieses Verhältnis ändert sich allerdings an den verschiedenen Zellarten mehr oder minder zu Ungunsten der Granula, aber auch in den granulaarmen bilden sie einen ganz beträchtlichen Teil der Protoplasmamasse. Graduell mag also der Gehalt der Zellen an ihnen schwanken, jedenfalls aber bildet das Granulum ein ständiges, in einigen Fällen das hervortretendste Bauelement in der Zellarchitektur.

Der Typus der letzteren wird bekanntlich verschieden aufgefasst. Bütschli schreibt dem Protoplasma eine Wabenstruktur zu. An den hier untersuchten Zellen ist von einer solchen weder an fixierten, noch an lebend untersuchten Zellen etwas wahrzunehmen [1]), sie ist hier sicher nicht vorhanden, und

[1]) Erlanger, ein Anhänger Bütschlis, hat allerdings von den Zellen des Kiemenepithels der Salamanderlarve behauptet, dass sie einen wabigen

liesse sich auch schwer mit der Bildung, insbesondere der Bismarckbraun-Krystallnadeln vereinbaren, deren dichtes, unregelmässiges Sparrwerk den Wabenbau zerstören müsste. Dass einzelnen Zellarten (anderer Objekte) ganz oder zum Teile eine Wabenstruktur zukommt, bezweifle ich übrigens nicht, vermag sie aber nicht als die typische und einzige Protoplasmastruktur anzuerkennen. Der Umstand, den Rhumbler zu ihren Gunsten anführt, dass sie nämlich die einzige sei, die uns, bisher wenigstens, zahlreiche Vorgänge im Zellleben in einfacher Weise physikalisch erklären und verstehen lasse, kann über die Thatsache nicht hinweghelfen, dass die Wabenstruktur gewiss keine allgemeine ist; und des weiteren sind solche physikalische Erklärungsversuche mit Zugrundelegung der anderen Protoplasmatheorien noch nicht in so ausgedehnter Weise versucht worden (Heidenhain, Fick), wie von Rhumbler mit der Wabentheorie.

Die zweite Theorie der Plasmastruktur, der gegenüber hier noch Stellung genommen werden muss, ist die Fadengerüstlehre, deren Hauptvertreter bekanntlich Flemming ist. Ihm gilt als wichtigstes Bauelement der Zelle der plasmatische Faden, mit dessen Hülfe auch gerüstartige Strukturen sich bilden können; durch feine Vakuolisierung des Zellleibes kann übrigens neben diesem Fadengerüste noch eine Wabung vorhanden sein. Das Grundelement der Zellarchitektur ist aber der plasmatische Faden[1]).

Bau besitzen. Dass er jedoch in seinen Angaben nicht ganz klar ist und dass aus ihnen auch gefolgert werden könne, jenen Zellen komme ein netziger Bau im Sinne Flemmings zu, hat der Letztere schon, Erlanger gegenüber, hervorgehoben und ganz richtig betont, dass diese Zellen bei lebenden (nicht vital gefärbten) Larven überhaupt keine Struktur, höchstens (bei älteren Tieren) ein blass wolkiges Aussehen zeigen.

[1]) Doch giebt Flemming auch zu (Ergebnisse V, S. 262), dass es Zellen giebt, die keine Fäden besitzen, sondern nur eine von Vakuolen durchsetzte Grundmasse. Dann sei natürlich diese das, was lebt. Dort aber, wo sich Fäden finden, machen sie auch mit das Wesen der Zellstruktur aus.

Diese Lehre stützt sich zwar auch vorwiegend auf Beobachtungen an fixierten Präparaten, kann aber darauf hinweisen, dass fädige Elemente auch an lebenden Zellen, wie Amöben, Leukocyten, Knorpel-, Säugetierzellen u. a. m. (Klemensiewicz, Flemming u. A.) sicher konstatiert werden konnten. Allein auch diese Fäden lassen sowohl an der lebenden, wie an der fixierten (Metzner u. A.) Zelle eine Zusammensetzung aus Granulis erkennen[1]. Ob das Hauptgewicht auf sie oder die sie verbindende Zwischensubstanz (Flemming) zu legen ist, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls tritt uns im Zellleib überall das Granulum (oder „Mikrosom") als ein konstantes Strukturelement entgegen, und hier wenigstens wäre daher die Altmannsche Unterscheidung einer Granular- und Intergranularsubstanz — aber nur im morphologischen Sinne — eine wohl berechtigte. Auch Held schliesst aus seinen Untersuchungen (an Drüsen), dass, da die Granula überall anzutreffen seien, sie, wenn auch nicht im Sinne Altmanns, doch die Bedeutung eines allgemeinen Strukturelementes besitzen. „Vom morphologischen Standpunkt folgt daraus, dass an Stelle der Filar- eine Granulatheorie zu treten hat, wenn auch die Körnchen nicht als Bioblasten im Sinne Altmanns anzusehen sind."

Soweit mich die Ergebnisse meiner Untersuchungen hierzu berechtigen, sehe ich also in dem plasmatischen Granulum ein Strukturelement ersten Grades. Es erfüllt in verschieden grosser Zahl — ich verweise hier einerseits auf jene oft erwähnten, besonders granulareichen Epithelzellen vorne am Kopfe und

1) Die Fäden im Echinodermenei hält Wilson in seiner jüngsten Arbeit für echte Fasern, giebt aber in Übereinstimmung mit Reinke zu, dass die körnige „Pseudowabenstruktur" das Material ist, aus dessen Elementen sich die Strahlen bilden.

2) Vom Zellkerne, der sich, wie erwähnt, vital nicht färben lässt, sehe ich hier vollständig ab.

anderseits auf die granulaarmen, pigmentreichen Zellen — den an der lebenden Zelle im übrigen zumeist homogen erscheinenden Leib. In dieser homogen erscheinenden Grundmasse finden sich, wie die Bilder fixierter Präparate lehren, wiederum von (feineren) Granulis gebildete, plasmatische Fäden vor, und können vielleicht auch zusammen ein Netzwerk bilden. Doch spricht die beobachtete, für das Leben der Zellen unschädliche, reiche Durchsetzung derselben mit Krystallnadeln (besonders beim Bismarckbraun) sehr dagegen, dass dieses Netzwerk (hier wenigstens) ein dichtes ist[1]).

Diese hier gegebene Darstellung von der Architektur des Zellleibs steht in ziemlicher Übereinstimmung mit Anschauungen anderer Autoren. Waldeyer hat, hauptsächlich den Angaben Reinkes folgend, dem Zellleib zunächst eine Gliederung in eine Rinden- und eine (im Prinzip ähnlich gebaute) Markschicht zugeschrieben; sie bestehen beide aus einer Grundsubstanz ohne ersichtliche Struktur, die Waldeyer Cytolinin benennt (= Flemmings Interfilarmasse und dem Hyaloplasma Leydigs und Strassburgers); diese Grundsubstanz ist „pseudowabig" gebaut, und zwar dadurch, dass Zellsafttröpfchen und gröbere Granula in sie eingelagert sind, welch letztere Produkte derselben darstellen und sich zu Fetttröpfchen, Dotterkörnchen u. a. m. weiter differenzieren; dazwischen liegen feinere Granula, die sich zu Fäden aneinanderreihen können. — Diese Ansicht Waldeyer-Reinkes fusst vorwiegend auf den Untersuchungen fixierter Präparate und es hat ihr gegenüber Flemming (Ergebnisse V, S. 257) mit Recht darauf hingewiesen, „ob die Körner, die hierbei offenbar ins Auge gefasst sein müssen, in der That natürlich vorhanden sind, ob man sie nicht vielmehr

1) Ebenso wie gegen die Annahme, dass ein enges Maschenwerk vorhanden sei, die freie Bewegung der von mir beobachteten Neutralrotkörnchen (im Echinodermenei) und diejenigen der Pigmentkörnchen spricht (Rhumbler).

als Reagentienprodukte, als Niederschläge in der Grundsubstanz anzusehen hat". Durch die wichtigen Untersuchungen Fischers ist eine Prüfung dieses Umstandes unbedingt notwendig geworden[1]). Nach dem früher Gesagten ist es mir allerdings wahrscheinlich, dass eine solche sorgfältige und kritische Prüfung nicht in völligem Gegensatze zu dem an der lebenden Zelle Beobachtbaren stehen dürfte und ich kann jedenfalls nach den Ergebnissen der vitalen Färbungen der Reinke-Waldeyerschen Ansicht hierin beitreten, dass sich hiebei der Zellleib als aus einer homogen erscheinenden Grundsubstanz mit zahlreichen eingelagerten (Flüssigkeitstropfen und) Granulis bestehend erweist. Die letzteren allerdings, die übrigens, weil durch eine andere Methode dargestellt, denen Waldeyers nicht ohne Weiteres gleichzusetzen sind, fasse ich anders auf als Waldeyer. Ich habe, trotz so langer Beobachtungsdauer der Tiere, eine Differenzierung der Granula niemals beobachten können und habe sie daher aus diesem und noch anderen, früher erörterten Gründen nicht einfach als zur Differenzierung in tote Elemente bestimmte Produkte der Grundsubstanz, sondern als konstante, lebende, selbstthätige Gebilde, als Elementarorgane des Zellleibs bezeichnet. Neben ihnen kommen gewiss auch Granula vor, für welche die Waldeyersche Definition gültig ist.

Dass die Menge aller dieser Granula in verschiedenen Zellen auch eine verschiedene ist, habe ich an Beispielen zu zeigen gesucht. Es giebt Zellformen, bei welchen die Grundsubstanz ganz von ihnen durchsetzt ist, und andere, bei welchen sie nur wenige enthält. Aus diesem Grunde möchte ich den Satz Waldeyers, dass die Zellsubstanz einen „pseudowabigen Bau"

1) Diese an fixierten Präparaten erhaltenen Granula sind von einigen Autoren (so Reinke, Heidenhain, Schloter) auch in besondere Arten geteilt und dementsprechend auch verschieden benannt worden. Diese Unterscheidung bedarf naturgemäss noch dringender der entsprechenden Prüfung.

besitzt, mindestens nicht als einen allgemein gültigen ansehen. Denn zu der hierzu notwendigen gleichmässigen, dichten Erfüllung der Grundsubstanz ist die Zahl und Grösse der Granula in sehr vielen Zellarten wahrscheinlich doch eine zu geringe. Ich befinde mich hierin in Übereinstimmung mit Flemming, der seine Anschauung vom Aufbaue des Zellleibs wiederholt klar entwickelt hat. Auch er anerkennt eine (anscheinend) homogene Grundsubstanz (Interfilarmasse), die eventuell bei einzelnen Zellarten durch Einlagerung von Vakuolen einen Wabenbau aufweisen könne, und lässt ferner auch Körnchen in ihr vorhanden sein, aus deren Aufreihung, wie er angiebt, fädige Gebilde entstehen können. Doch legt Flemming, meiner Meinung nach, den Granulis nicht ganz die ihnen gebührende Bedeutung bei. Wenn, wie es der Fall ist, jede genaue Untersuchung der Struktur oder Entstehungsweise der Bauelemente der Zelle in letzter Linie zur Erkennung von Granulis führt[1]), so sind diese letzteren auch, vom morphologischen Standpunkte wenigstens, zu den einfachsten Strukturelementen des Plasmas zu rechnen. Wir haben dann zunächst zwei Arten derselben zu unterscheiden: Solche, die sich an der Bildung von Fäden beteiligen, und solche, die als selbständige Elemente frei in der Grundsubstanz liegen. Während ferner den Granulis ein allgemeines Vorkommen zukommt, giebt es, wie Flemming selbst zugesteht, Zellarten, bei welchen gar keine fädigen Gebilde nachzuweisen sind. Es sind übrigens auch jene Fadenarten, deren Vorhandensein in

[1]) Allerdings hat Michaelis durch vitale Färbung in Drüsenzellen Fädchen darstellen können, bei denen ihm eine Auflösung in Körnchen nicht gelang. Doch konnte er beobachten, dass Gebilde ganz gleicher Art (in anderen Zellen) bei gewissen Sekretionsstadien sich als aus Körnchen bestehend erwiesen, und es ist daher auch für die anderen Gebilde ein gleiches Verhalten zu erwarten.

den betreffenden Zellen zweifellos dasteht, von verschiedenen Autoren (so von Berthold, Frank Schwarz, Prenant, Sjöbring) nicht als permanente, sondern nur als temporär, in gewissen Phasen der Zellthätigkeit auftretende Organe erklärt worden. Wie immer man hierüber denken mag, die Bedingungen für die Entstehung dieser Gebilde müssen auch in jenen Phasen, wo wir sie nicht deutlich wahrnehmen können, in den Zellen vorhanden sein [1]).

Ich habe in der vorangegangenen Darstellung den Nachweis zu führen gesucht, dass es mit Hülfe der vitalen Färbemethode möglich ist, im Zellleibe Granula ersichtlich zu machen, welche lebendige plasmatische Elemente repräsentieren. Die Bezeichnung dieser Methode als einer vitalen ist daher auch, in diesem Sinne, eine gerechtfertigte.

Es braucht aber wohl nicht erst besonders betont zu werden, dass diese Granula nicht die einzigen lebenden Elemente im Zellleib darstellen. Das Wesentliche in der Zelle ist, um einen Ausdruck Waldeyers zu gebrauchen, das Lebendige in ihr. Was aber dieses Lebendige ist, darüber ist bekanntlich viel gestritten worden. Leydig, und eine Anzahl ihm folgender Autoren (so Schäfer, Brass, Friedländer) haben die homogene Grundsubstanz, Leydigs Hyaloplasma (im Gegensatze zu seinem Spongioplasma), für das Lebendige in der Zelle erklärt, ein Satz, der lebhaften Widerspruch erfuhr. Die Frage steht wohl gegenwärtig so, dass wir, Flemming folgend, nicht allein dem Hyaloplasma, sondern auch den ihm eingelagerten typischen Strukturelementen, wie Fäden und Granula,

---

[1]) Es sei denn, dass man mit Graf den Satz, dass eine Funktion auch eine cellulare Struktur voraussetzt, für ein unbewiesenes Axiom hält.

überall dort, wo sie eben vorhanden sind, auch die „Lebendigkeit“ zu vindizieren haben. Die Granula stellen also nur einen, in verschiedenen Zellarten an Quantität variierenden, Teil des Lebendigen in der Zelle dar.

Wie die Leydigsche Unterscheidung eines Hyalo- und Spongioplasma neben ihrer morphologischen auch eine physiologische Bedeutung hat, so liegt auch der Strasburgerschen Unterscheidung eines Tropho- und eines Kinoplasma ein physiologisches Moment zugrunde. Welcher von diesen beiden Plasmaarten die hier dargestellten Granula zuzuteilen sind, ergiebt sich, nach ihrer Form und Lagerung, von selbst: Sie stellen Teile des Strasburgerschen Trophoplasmas dar.

Rein physiologische Einteilungen der Bauelemente der Zelle können, ihrer Natur nach, keine absolut scharfen sein; denn Kinoplasma wird, bis zu einem gewissen Grade, auch als Trophoplasma wirksam sein, und umgekehrt. Die morphologische, in dieser Hinsicht nichts präjudizierende Bezeichnungsweise wird mit den Ausdrücken: Filar- und Interfilarmasse, Granulum — und (eventuell) Wabe — den Thatsachen in einfachster Weise gerecht. —

Die Meinungen über die Dignität der Granula haben die verschiedensten Wandlungen erfahren. Hatte sie Altmann als Elementarorganismen aufgefasst und in ihnen jene kleinsten Elementareinheiten sehen wollen, welche nach den Theorien von Darwin, Nägeli, Spencer, Wiesner, de Vries u. A. die Zelle zusammensetzen sollen, so war dies ebenso sehr eine Überschätzung, wie es anderseits als eine Unterschätzung zu bezeichnen ist, wenn man alle Granula schlechtweg als tote Inhaltseinschlüsse der Zelle, als passive Produkte ihres Stoffwechsels auffasst.

Wenn hier der Versuch gemacht wurde, die wahre Bedeutung dieser zweifellos wichtigen Zellbestandteile zu ermitteln,

so geschah es in dem Bewusstsein, dass die Giltigkeit der so gewonnenen Sätze, den Wertigkeitsgrenzen des untersuchten Materials und der angewandten Methode entsprechend, eine beschränkte ist, und eine allgemeine erst auf der Basis ausgedehnter, vergleichend-histologischer Untersuchungen werden kann. Diese werden sich aber, wie schon in der Einleitung betont wurde, nicht allein mit der Prüfung von, mit so verschiedenartigen Fällungsprodukten durchsetzten fixierten Präparaten begnügen dürfen, sondern müssen vor allem, wie es hier geschah, auch die lebende Zelle mit in ihr Bereich ziehen. —

Prag, im Juli 1900.

Berücksichtigte Litteratur.

1. Altmann, R., Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig 1892.
2. — Die vitalen Leistungen des Organismus. Arch. f. Anatomie u. Physiol. Anatom Abt. 1899.
3. Albrecht, E., Zur Struktur des Seeigeleies. Sitzungsb. der Gesellsch. f. Morphologie und Physiologie in München, 1898.
4. — Leben und lebende Substanz. Verhandlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Ärzte auf d. 70. Versammlung in Düsseldorf, 1888.
5. — Über Protoplasmastrukturen. Sitzungsberichte d. Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. in München, 1899.
6. — und Schmaus, H., Zur funktionellen Struktur der Leberzellen. Festschr f. Kupffer, Jena, 1899.
7. Arnold, J.[1]) Über Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 52, 1898.
8. — Kritische Bemerkungen über Flemmings Fadengerüstlehre. Anatom. Anzeiger, 15, 1899.
9. — Der Farbenwechsel der Zellgranula, insbesondere der acidophilen. Centralbl. f. allgem. Pathologie, Bd. 10. 1899.
10. — Über Granulafärbung lebender und überlebender Leukocyten. Virchows Archiv, Bd. 157, 1899.
11. — Weitere Beobachtungen über vitale Granulafärbung. Anatom. Anzeiger, Bd. 16, 1899.
12. — W. Flemming und die „Mitomlehre". Anatom. Anzeiger, Bd. 16, 1899.
13. — Über vitale Granulafärbung in den Knorpelzellen, Muskelfasern und Ganglienzellen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 54, 1900.
14. — Über Granulafärbung lebender und überlebender Gewebe. Virchows Archiv, Bd. 159, 1900.
15. — Siderofere Zellen und die „Granulalehre". Anatom. Anzeiger, Bd. 17, 1900.

[1]) Nur die neueren Arbeiten dieses Autors, in denen sich übrigens auch die Hinweise auf seine älteren Angaben finden, wurden hier citiert.

16. Arnstein, A., Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anatom. Anzeiger, Bd. 2, 1887.
17. Béchamp, A., Les mikrocymas. Paris, 1883 (citiert nach Altmann.)
18. Benda, C., Weitere Mitteilungen über Mitochondria. Verhandl. d. Berliner physiol. Gesellsch., Arch. f. Physiologie, 1899.
19. Bolles-Lee, A., et Henneguy, L. F., Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique, 2me édit., Paris, 1896.
20. Brandt, K., Färbung lebender einzelliger Organismen. Biolog. Centralblatt, Bd. 1, 1881.
21. Brass, A., Die Organisation der tierischen Zelle. 1. 2. 1883 und 1884.
22. Berthold, P., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig, 1886.
23. Bremer, L., Über das Paranuklearkörperchen der gekernten Erythrocyten nebst Bemerkungen über den Bau der Erythrocyten im allgemeinen. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 45, 1895.
24. — Die Identität des Paranuklearkörperchens der gekernten Erythrocyten mit dem Centrosoma. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 46, 1895.
25. Brücke, E., Die Elementarorganismen. Sitzungsber. d. mathem. naturw. Klasse d. Wiener Akademie, Bd. 44, 1861.
26. Bütschli, O., Über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig. 1892.
27. — Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nicht zelliger Erzeugnisse des Organismus und ihre Beziehung zu Strukturen, welche ausserhalb des Organismus entstehen. Leipzig, 1898.
28. Campbell, H. Douglas, The staining of living Nuclei. Untersuchung. aus dem botan. Instit. Tübingen, II, 3, 1888.
29. Certes, Sur un procedé de coloration des infusoires et des éléménts anatomiques pendant la vie. Zoolog. Anzeiger. 4, 1881 und Compt. rend. de la soc. de biologie, 5, 1881.
30. Czermak, N., Ernährungswege einer epithelialen Zelle. Anatom. Anzeiger, Bd. 11, 1896.
31. Dehler, A., Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. f. mikroskop. Anatomie, 46, 1895.
32. Demoor, J., Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Indépendance fonctionelle du protoplasma et du noyau. Archives de biologie, t. 13, 1894.
33. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Mittlg. d. zoolog. Station Neapel, Bd. 5, 1884.
34. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien. II. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 53, 1892.
35. Ehrlich, P., Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Berlin 1891.
36. — Über Neutralrot. Allgem. mediz. Centralzeitung. 1894.
37. — Zur biologischen Verwertung des Methylenblaus. Biolog. Centralblatt, Bd. 7. 1896.
38. — und Lazarus, A., Normale und pathologische Histologie des Blutes. Aus Nothnagel, Spezielle Pathol. und Therapie, VIII, 1., 1898.

39. v. Erlanger, R., Über den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenblätter der Salamanderlarve und ihre Teilung. Zoolog. Anzeiger, Bd. 19, 1896.
40. — Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasma, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoma. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 49, 1897.
41. Estor, A., De la constitution élémentaire des tissus. Montpellier 1892. (Cit. n. Altmann.)
42. Fick, R., Bemerkungen zu M. Heidenhains Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1897.
43. Fischel, A., Über Beeinflussung und Entwickelung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 47, 1896.
44. — Über Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. Sitzungsber. d. naturw.-mediz. Vereins „Lotos", 1896.
45. — Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anatom. Hefte, Heft 37, 1899.
46. — Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anatom. Hefte, Heft 49, 1900.
47. Fischer, A., Zur Kritik der Fixierungsmethoden und der Granula. Anat. Anz., Bd 9, 1894.
48. — Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden. Anatom. Anzeiger. Bd. 10, 1895.
49. — Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, 1899.
50. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, 1882.
51. — Über den Einfluss des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 48, 1877.
52. — Weitere Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. Ebendaselbst.
53. — Über Zellstrukturen. Verhandlg. d. anatom. Gesellsch. auf d. 13. Versammlung in Tübing., 1899.
54. — Morphologie der Zelle [1]. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. I—VII, 1891—1897.
55. Friedländer, E, Altes und Neues zur Histologie des Bauchstrangs der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1894.
56. Galeotti, G., Ricerche sulla colorabilità delle cellule vivanti. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 11, 1804.
57. — Über die Granulationen in den Zellen. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 12, 1895.
58. Georgievicz, G. v., Lehrbuch der Farbenchemie. I. Leipzig, 1895.
59. Godlewski, E., Über die Kernvermehrung in den quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere. Vorl. Mittlg. Extrait du bullet. de l'Academie des Sc. de Cracovie, Avril, 1900.
60. Graf, A., The individuality of the cell. State Hospitals Bullet., Utica, April 1897. (Cit. nach d. Jahresbericht.)

[1]) In diesen ausgezeichneten Referaten hat Flemming wiederholt seinen Standpunkt hinsichtlich der Auffassung des Zellenbaues genau präzisiert, sodass ich von der Citierung anderer seiner Arbeiten hier absehen kann.

61. Heidenhain, M., Über Kern und Protoplasma. Festschr. f. Koelliker, Leipzig, 1892.
62. — Neue Untersuchungen über die Centralkörper. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 43, 1894.
63. — Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwickelungsmechanik, I, 1895.
64. — Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Morpholog. Arbeiten, Bd 7, 1897.
65. — Einiges über die Protoplasmaströmungen. Sitzgb. d. physik.-med. Ges. in Würzburg, 1898.
66. Held, H., Beobachtungen am tierischen Protoplasma. I. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1899.
67. Herbst, C., Experiment. Untersuchung über d. Einfluss d. veränderten chem. Zusammensetzung u. s. w. Mittlg. d. zoolog. Station Neapel, I, 1895.
68. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. I. Jena 1892.
69. Horsley, Blutbefunde bei der intravitalen Methylenblaumethode. Biolog. Abt. d. ärztl. Ver. Hamburg, München. med. Wochenschr., 1897.
70. Klemensiewicz, R., Neue Untersuchungen über den Bau und die Thätigkeit der Eiterzellen. Mitteilg. d. Ver. d. Ärzte Steiermarks, Graz, 1898.
71. Koelliker, A, Die Energiden von v. Sachs im Lichte der Gewebelehre der Tiere. Würzburger Verhandl., N. F. 31, 1897.
72. Krause, R., Die Speicheldrüsen des Igels. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 45, 1895.
73. Krehl, L., Ein Beitrag zur Fettresorption. Arch. f. Anat. u. Phys. 1890.
74. Langerhans, P., Über die Haut der Larve von Salamandra macul. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 9, 1873.
75. Leydig, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, 1853.
76. — Über die allgemeine Bedeckung der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12, 1876.
77. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn, 1883.
78. — Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Tierkörpers. Bonn, 1885.
79. — Der reizleitende Teil des Nervengewebes. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1899.
80. Loisel, G., La coloration des tissus chez les animaux vivants. Compt. rend. soc. de biologie, 1897.
81. — Contribution à l'histo-physiologie des Éponges. C. r. soc. biol. Paris 1898 und Journ. de l'Anat. et Phys. Vol. 39, 1898.
82. Maggi, L., I plastiduli nei ciliati ed i plastiduli liberalmente viventi. Atti della soc. Ital. di sc. nat. Milano 1878 (cit. nach Zoja).
83. Mayer, S., Bemerkungen über die Wirkungen der Farbstoffe Violett B und Neutralrot. Sitzungsb. d. naturw.-med. Vereins „Lotos" 1896.
84. Metzner, R., Beiträge zur Granulalehre. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 1894.

85. Michaelis, L., Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 54, 1900.
86. Mitrophanow, P. J., Über Zellgranulationen. Sitzungsb. d. biolog. Sektion d. Warchauer naturforsch. Gesellsch. Biol. Centralb. Bd. 9, 1890.
87. Müller, E., Drüsenstudien. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt, 1896.
88. Münden, M, (1., 2. und 3.) Beitrag zur Granulafrage. Arch. f. Anat. und Phys., Phys. Abt., 1896, 1897 (S. 22, 269 und 390).
89. Naegeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig, 1884.
90. Nicolaides und Melissinos, Untersuchungen über einige intra- und extranukleare Gebilde im Pankreas u. s. w. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. 1890.
91. Ogata, M., Die Veränderungen der Pankreaszelle bei der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. 1883.
92. Pfeffer, W, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus d. botan. Instit. in Tübingen, II, 2, 1886.
93. Pfitzner, W., Die Leydigschen Schleimzellen in der Epidermis der Larven von Salamandra macul. Inaug.-Dissert. Kiel, 1879.
94. — Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 6, 1880.
95. Prenant, A., Sur le protoplasma supérieur. Étude critique. Journ de l'anat. et de la phys, 1888, 1899.
96. Prowazek, S., Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 83, 1897.
97. — Protozoenstudien Arbeit d. zool. Instit. Wien, Bd. 11, 1899.
98. Przesmycki, A. M, Über die Zellkörnchen bei den Protozoen. Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894.
99. — Über die intravitale Färbung des Kernes und des Protoplasmas. Biol. Centralbl., Bd 17, 1897.
100. — Über die intravitale Färbung des Zellkernes. Sitzgber. d. Ges. f. Morphol. u. Phys. München, 1899.
101. Rabl, C., Über den Bau und die Entwickelung der Linse. Schlusskapitel. Zeitschrift. f. wissensch. Zool., Bd. 67, 1900.
102. — Homologie und Eigenart. Verhandl. d. deutsch. patholog. Gesellsch. a. d. Vers. in München, 1890.
103. Ranvier, L., Leçons d'anatomie générale. Cornée. Paris, 1881 (S. 310).
104. Renaut, J., Traité d'histologie pratique. T. II, fasc. 1. Paris, 1897 (S. 206).
105. Reinke, F., Über einige Versuche mit Lysol an frischen Geweben zur Darstellung histologischer Feinheiten. Anat. Anzeiger, 8. 1893.
106. — Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43 u. 44, 1894 u. 1895.
107. — Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzgber. d. k. Ak. d. Wissensch., Berlin, 1895.
108. Rhumbler, L, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entwickelgmech., Bd. 3, 1896.
109. — Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. I. Arch. f. Entwickelgmech., Bd. 7, 1898. II. und III. Arch f. Entwickelgmech., Bd. 9, 1899.

110. Rhumbler, L., Allgemeine Zellmechanik. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgesch., Bd. 8, 1898.
111. Roux, W., Entwickelungsmechanik. Ergebnisse d. Anatomie, Bd. 2, 1892 (vgl. auch: Gesammelte Abhandlungen, Leipzig, 1895).
112. Rudneff, M., Über die epidermoidalen Schichten der Froschhant. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1, 1865.
113. Schäfer, On the Structure of amoeboid protoplasma etc. Proceed. of the roy soc., Vol. 49, 1891.
114. Schenck, F., Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg, 1899.
115. Schloter, G., Zur Morphologie der Zelle. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 44, 1895.
116. Schultze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 3, 1867.
117. Schultze, O., Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz., Bd. 2,, 1887.
118. Solger, B., Über den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen. Festschr. f. C. Gegenbaur, Bd. II, 1896.
119. Schwarz, Frank, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma. Breslau, 1887.
120. Sjöbring, Nils, Über das Formol als Fixierungsflüssigkeit. Anat. Anz., Bd, 17, 1900.
121. Strasburger, E., Histologische Beiträge, H. 2., Jena, 1892.
122. Teichmann, Mikroskopische Beiträge zur Lehre von der Fettresorption. Jn.-Diss., Breslau, 1891 (cit. n. d. Jahresber.).
123. Waldeyer, W., Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Vortrag, gehalt. im Verein f. innere Medizin, Berlin. Deutsch. med. Wochenschr., 1895.
124. Wilson, E. B., On protoplasmatic structure in the eggs of echinoderms and some other animals. Journ. of Morphol., Suppl. vol. 15, 1899.
125. Wiesner, J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien, 1892.
126. Zoja, L. und R., Über die fuchsinophilen Plastidulen (Altmanns Bioblasten). Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1891.

Tafelerklärung.

Die Figuren 1—10 sind von H. K. Jedlička, die übrigen teils von Demselben, teils von mir (mit Hülfe eines Zeichenapparates) gezeichnet. — Wo nicht das Gegenteil bemerkt ist, stammt das der betreffenden Figur zu Grunde liegende Objekt von der Larve von Salamandra maculata.

Gemeinsame Bezeichnungen:

CP Pigmentzelle der Cutis.
FZ Flimmerzelle.
HS Hautsinnesorgan.
LZ Leydigsche Zelle.
P Pigmentzelle (intraepitheliale).
SZ Schaltzelle.
ZZ Zwischenzelle.

Tafel XXXVIII/XXXIX.

Figur 1. Normale, durch Licht- und Wärmeeinfluss gebleichte Salamanderlarve. (Als Vergleichsobjekt für die folgenden 9 Figuren.)

Figur 2. Mit Malachitgrün gefärbte Larve.

Figur 3. Mit Chrysoidin gefärbte Larve.

Figur 4. Mit Alizarin gefärbte Larve. Die knöchernen Anteile des Fronto-Parietale, des Pterygoids und der Extremitätenknochen sind durch die Haut des lebenden Tieres sichtbar.

Figur 5. Mit Bismarckbraun gefärbte Larve.

Figur 6. Mit Methylenblau rectif. gefärbte Larve.

Figur 7. Mit Neutralrot gefärbte Larve.

Figur 8. Dieselbe Larve nach mehrmonatlichem Aufenthalte in ungefärbtem Wasser.

Figur 9. Mit Nilblausulfat gefärbte Larve.

Figur 10. Mit Nilblauchlorhydrat gefärbte Larve.

Figur 11. Bild der tiefen Lage des Hautepithels von einer mit Methylviolett gefärbten Salamanderlarve. Die Leydigschen Zellen (LZ) ungefärbt, die übrigen Epithelzellen, sowie die Hautsinnesorgane (HS) diffus tingiert. (Betreffs der Darstellung der Leydigschen Zellen vgl. die Anmerkung auf Seite 430.) Vergröss. ca. 300.

Figur 12. Dieselbe Epithelschichte, von einer mit Auramin gefärbten Larve. Nur die Leydigschen Zellen, sowie die der Hautsinnesorgane werden durch diesen Stoff gefärbt. Vergröss. ca. 300.

Figur 13. Oberflächliche, von Flimmerzellen durchsetzte Epithellage. Von einer mit Alizarin gefärbten Larve. FZ Flimmerzellen, E gewöhnliche Epithelzellen. Farbige Körnchen in den Intercellularlücken. Vergröss. ca. 300.

Figur 14. Hautpartie mit Hautsinnesorgan von einer mit Dahlia gefärbten Larve. Metachromasie des Farbstoffes in den Zellen des Hautsinnesorgans. Vergröss. ca. 220.

Figur 15. Oberflächliche Epithellage der Haut einer mit Methylenblau rectif. gefärbten Larve. Pigmentkörnchen grün; in der Mitte eine durch ihre Form, Pigmentlosigkeit und ihre blauen Granula ausgezeichnete Schaltzelle Vergröss. ca. 300.

Figur 16. Von demselben Objekte; verzweigte, intraepitheliale Pigmentzellen mit grün gefärbten Körnchen (P); Schaltzellen (SZ). Vergröss. ca. 250.

Figur 17. Hautpartie vom Mundboden; zwischen den pigmentfreien Zellen, deren Granula noch nicht gefärbt sind, einzelne gut gefärbte Schaltzellen. Vergröss. ca. 240.

Figur 18. Hautpartie vom Schwanze einer Larve von Siredon pisciformis. Keine Granula in den Epithelzellen, Färbung derselben in der hier sichtbaren Schaltzelle. Vergröss. ca. 300.

Figur 19. Tiefe Schicht des Hautepithels einer mit Methylenblau rect. gefärbten Salamanderlarve. Blaue Granula in den zwischen den (ungefärbten) Leydigschen gelegenen Zellen (ZZ); kontrahierte intraepitheliale Pigmentzellen (P); grüne Körnchen an der freien Seite der Zellen der Hautsinnesorgane. Vergröss. ca. 300.

Figur 20. Aus der Haut desselben Objektes; grün gefärbte Pigmentzelle der Cutis (CP); zwei Leydigsche Zellen mit einzelnen, metachromatisch gefärbten Granulis; in der Mitte ein Hautsinnesorgan mit grünen Körnchen an den freien Zellseiten. Vergröss. ca. 300.

Figur 21. Epithelpartie vom Schwanze einer mit Methylenblau gefärbten Larve von Rana temporaria. Grüne Färbung der Pigmentkörnchen, in einzelnen Zellen diffus blau gefärbte Stellen; Dotterplättchen farblos geblieben. Vergröss. ca. 300.

Figur 22. Subepitheliale Pigmentzelle von einem Kiemenfaden einer mit Methylenblau gefärbten Larve von Siredon pisciformis. Blaue Granula, grüne Pigmentkörnchen. Vergröss. ca. 220.

Figur 23. Je eine der beiden Arten der Cutis-Pigmentzellen, von dem gleichen Objekte. Pigmentkörnchen der einen grün; die andere (gelbe) Zelle vollkommen unverändert. Vergröss. ca. 220.

Tafel XL/XLI.

Figur 24. Pigmentfreie Hautzelle von einer mit Bismarckbraun gefärbten Salamanderlarve. Braungelbe Granula in den Zellen. Vergröss. ca. 270.

Figur 25. Von demselben Objekte; die Granula in den Epithelzellen noch nicht, wohl aber in der Schaltzelle gefärbt. Vergröss. ca. 300.

Figur 26. Corneaepithel derselben Larve. In der oberen Hälfte der Figur das Bild der oberflächlichen Epithellage, in der unteren das der tieferen Schichte. Verschiedene Lagerung der Granula in den beiden Zonen; Krystallnadeln in und zwischen den Zellen. Vergröss. ca. 280.

Figur 27. Von demselben Objekte; eine Partie des Hautepithels mit einem Hautsinnesorgan. Granula und Krystallnadeln in den Zellen. Grösse und zum Teile auch Stellung der letzteren mit den längsten Zelldurchmessern übereinstimmend. Vergröss. ca. 300.

Figur 28. Dasselbe Tier; Reaktion der Leydigschen Zellen unmittelbar nach der Färbung. Vergröss. ca. 350.

Figur 29. Färbung der tieferen Epithelschichte nach längerer Einwirkungsdauer des Bismarckbraun. Granula in den Leydigschen und Zwischenzellen; braune Körnchen in den Zellen des Hautsinnesorgans; zerstreut verteilte Krystallnadeln. Vergröss. ca. 300.

Figur 30. Pigmentfreie Epithelstelle vom Mundboden der Salamanderlarve. Granula in den Epithelzellen noch nicht gefärbt; zahlreiche Krystallnadeln in den Leydigschen und namentlich in den Schaltzellen. Vergröss. ca. 300.

Figur 31. Stück eines Knorpels von einer mit Bismarckbraun gefärbten Siredon-Larve. Granula in den Knorpelzellen; an zwei Stellen amorphe, stark tingierte Massen. Vergröss. ca. 300.

Figur 32. Kiemenfaden von dem gleichen Objekte. Gelbe und schwarze Pigmentzellen; bei × stark gefärbte Massen, wahrscheinlich zersetztem Blute entstammend. Vergröss. ca. 220.

Figur 33. Mit roten Blutkörperchen gefülltes Blutgefäss, von dem vorigen Objekte. In den Endothelzellen (E) der Gefässwand, sowie in den Blutkörperchen (Bl) kleine Granulagruppen. Vergröss. ca. 310.

Figur 34. Abschnitt aus dem Hautepithel des Schwanzes einer mit Bismarckbraun gefärbten Larve von Rana temporaria. Färbung einzelner Granula. Wechsel zwischen wenig und stark pigmentierten, flimmernden Zellen. Vergröss. ca. 110.

Figur 35. Von einer mit Neutralrot gefärbten Salamanderlarve. Abschnitt einer vor und unter dem Auge gelegenen Hautstelle. Zwei Typen der Granulierung sichtbar. Vergröss. ca. 400.

Figur 36. Von dem gleichen Objekte. Partie aus der um die Nasenöffnung befindlichen Flimmerepithelzone. FZ Flimmerzellen, mit spärlichen, die übrigen Zellen mit ausserordentlich vielen Granulis. Vergröss. ca. 300.

Figur 37. Das gleiche Objekt. Übergang der seitlichen in die ventrale pigmentfreie Kopfhaut. Abnahme der Granulierung in ventraler Richtung. Vergröss. ca. 300.

Figur 38. Dieselbe Larve. Zellen der oberflächlichen Epithellage der Cornea. In und zwischen ihnen Sekrettropfen (STr). Vergröss. ca. 400.

Figur 39. Zellen von der ventralen Bauchwand einer jungen, mit Neutralrot gefärbten Salamanderlarve. Eigenartige Granulierung, reiche Durchsetzung mit Dotterplättchen, Unsichtbarkeit der Zellgrenzen. Vergröss. ca. 300.

Figur 40. Pigmentierte Hautstelle, von dem vorigen Objekte. In der Mitte eine Schaltzelle. Vergröss. ca. 300.

Figur 41. Ergänzungsbild zu Figur 38; Einstellung auf die tiefere Epithellage der Cornea. Vergröss. ca. 400.

Figuren 42 und 43. Von zwei verschiedenen Larven; pigmentierte Hautstellen mit abnorm kleinen und abnorm stark pigmentierten Zellgruppen. Vgl. Text S. 457 Vergröss. ca. 300.

Figur 44. Bild der tiefen Lage des Hautepithels nach mehrmonatlichem Aufenthalte der Larve in ungefärbtem Wasser. Granula in den zwischen den (ungefärbten) Leydigschen befindlichen Zellen (ZZ), sowie in denen der Hautsinnesorgane. Vergröss. ca. 220.

Figur 45. Dieselbe Region, nach frischer Färbung der Larve und bei stärkerer Vergrösserung. Färbung der Mucingranula der Leydigschen und Granulafärbung in den Zwischenzellen. Vergröss. ca. 450.

Tafel XLII/XLIII.

Figur 46. Von einer mit Neutralrot gefärbten Salamanderlarve. Partie aus der um die Nasenöffnung (N) befindlichen Epithelzone. Die hellen Felder entsprechen Flimmerzellen, die zwischen ihnen gelegenen, nicht flimmernden Epithelzellen erscheinen infolge ihres reichen Gehaltes an gefärbten Granulis lebhaft rot gefärbt (vergl. Figur 36). Vergröss. ca. 100.

Figur 47. Abschnitt aus dem Hautepithel einer mit Neutralrot gefärbten Larve von Siredon pisciformis. Vergröss. ca. 150.

Figur 48. Hautepithelzellen einer Neutralrot-Larve von Rana temporaria. (Vgl. Figuren 21 und 34.) Vergröss. ca. 400.

Figur 49. Von einer mit Neutralrot gefärbten Siredonlarve; Region der Schwanzflosse. Das Epithel ist nicht gezeichnet. B Bindegewebszellen; P schwarze und gP gelbe subepitheliale Pigmentzellen; S Saum des Schwanzes. Vergröss. ca. 100.

Figur 50. Von demselben Objekte; Zellen der Cornea, mit peripherischen Granulis. Vergröss. ca. 320.

Figur 51. Eine Stelle des Epithels in Figur 47 bei stärkerer Vergrösserung (330). Schwarze und gelbe Pigmentzellen unter dem Epithel durchschimmernd; Granula, Dotterplättchen und Pigmentkörnchen in den Epithelzellen. Zellgrenzen nicht wahrnehmbar.

Figur 52. Drei Bindegewebszellen aus Figur 49 bei stärkerer Vergrösserung (300). Vgl. Text S. 465.

Figur 53. Abschnitt des Epithels der Kloakenschleimhaut von einem erwachsenen Salamander. Zwischen den Epithelzellen besondere, stark granulierte, den Rudneffschen ähnliche Zellen (RZ). Vergröss. ca. 400. Vergl. Text S. 468.

Figur 54. Muskelfasern einer Neutralrot-Larve von Siredon piscif. Vergröss. ca. 300.

Figur 55. Abschnitt eines Kiemenfadens von demselben Objekte. Durch die Epithelzellen, deren Grenzen markiert sind, schimmern zahlreiche der stark tingierten amorphen Massen hindurch. Vergröss. ca. 300.

Figur 56. Von einer mit Neutralviolett gefärbten Salamanderlarve. Granula in den Epithelzellen, Färbung derselben in den Leydigschen und Schaltzellen. In der Tiefe (an zwei Stellen) blau gefärbte Zellen. Vergröss. ca. 400.

Figur 57. Von einer mit Neutralrot und Methylenblau gefärbten Salamanderlarve. Von einer vor und unter dem Auge gelegenen Hautstelle. Zwischen den fein granulierten oberflächlichen Epithelzellen treten intra- und subepitheliale Pigmentzellen (P und CP), Hautsinnesorgane und Leydigsche Zellen hervor. Nur die Granula der Schaltzellen (SZ) haben das Methylenblau behalten. Vergröss. ca. 100.

Figur 58. Von demselben Objekte. Blaue und rote Granula in den oberflächlichen Epithelzellen. Überwiegen der ersteren in den Schaltzellen. Vergröss. ca. 450.

Figur 59. In einem Gemisch von Neutralrot und Bismarckbraun gefärbte Larve; Hautstelle um die Nasenöffnung; pigmentarme (Flimmer-) und pigmentreiche Zellen mit gelbrötlich gefärbten Granulis. Vergröss. ca. 450.

Figur 60. Oberflächliche Hornhautepithelzellen von dem Objekte der Fig. 57. Vergröss. ca. 400.

Figur 61. Pigmentfreie Hautstelle (Mundboden) von einer mit Nilblauchlorhydrat gefärbten Larve. Blaue Granula in den Epithel- und Schaltzellen, violette Ringe in den Leydigschen Zellen. Vergröss. ca. 300.

Figur 62. Von derselben Larve. Ein Teil der Flimmerepithelzone um die Nasenöffnung; violette Krystallnadeln in den nicht flimmernden, blaue Granula und grünliche Pigmentkörnchen in allen Zellen. Vergröss. ca. 350.

Figur 63. Von derselben Larve. Pigmentierte Hautstelle. Krystallnadeln, blaue Granula und grüne Pigmentkörnchen in den Epithel-, lediglich blaue Granula in den Schaltzellen. Vergröss. ca. 300.

Figur. 64. Klasmatocyt; von einer mit Nilblausulfat gefärbten Salamanderlarve. Hellblaue Färbung der Granula. Vergröss. ca. 400.

Figur 65. Hautstelle von derselben Larve. Krystallnadeln und blaue Granula in den Epithel- und Schaltzellen; metachromatische Färbung der Mucingranula der Leydigschen Zellen; grüne und blaue Granula in den Zellen der Hautsinnesorgane; grüne Färbung der Pigmentkörnchen. Vergröss. ca. 320.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

I. TEIL

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN.

Mit 53 Textfiguren und 28 Figuren auf den Tafeln XLIV/XLVIII.

Einleitung.

Seit längerer Zeit beschäftigt mich die Organogenie der Zunge. Die ersten Beobachtungen sammelte ich im Anschluss an die publizierten Untersuchungen über die Entwickelung des Kehlkopfes beim Menschen. Die Differenzen in den Angaben der in der Litteratur vorhandenen Untersuchungen über die Zungenentwickelung veranlassten mich, die Säugetiere zur Vergleichung heranzuziehen, wobei ich hoffte, an dem leichter erhältlichen, lückenlosen Material grössere Klarheit zu bekommen. Die Ausdehnung der Arbeit auf verschiedene Säugetierformen zeigte nicht unerhebliche Variationen des Entwickelungsvorganges. Dies, sowie die Frage nach der Bedeutung der Unterzunge und die Hoffnung, Beiträge zu der doch äusserst mangelhaften Kenntnis der Stammesgeschichte des Organs zu finden, bestimmten mich, die Untersuchungen auf die ganze Wirbeltierreihe auszudehnen.

Gerade die Frage nach der phylogenetischen Entstehung und Ausgestaltung der Zunge hoffte ich durch organogenetische Forschungen zu klären, weil ich mit Rabl der Entwickelungsgeschichte eine sehr grosse Bedeutung zur Ermittelung verwandtschaftlicher Beziehungen zuerkenne. Hat doch auch die vergleichende Forschung, die nur die Endstadien berücksichtigt, verhältnismässig wenig zur Lösung dieser Frage beigetragen. Selbstverständlich verkenne ich keinen Augenblick die eminente

Wichtigkeit dieser Forschungsart, aber ich möchte neben ihr auch der organogenetischen Betrachtung ihren gebührenden Platz angewiesen sehen.

Als ersten Teil der Arbeit veröffentliche ich jetzt die Ergebnisse der Zungenentwickelung bei Amphibien und Reptilien. Die Fische habe ich zunächst ausser acht gelassen. Ihre prinzipielle Übereinstimmung hinsichtlich der Zungenbildung bei aller Differenz der einzelnen Species, sowie auch die Unmöglichkeit, genügendes Material zu beschaffen, bestimmten mich, vorläufig von ihnen abzusehen. Natürlich ist die allgemeine Form der Fischzunge öfter erwähnt und zum Ausgangspunkt genommen, aber die wesentlichen Verhältnisse konnten als bekannt vorausgesetzt werden, und ich verlasse mich auf die Angaben der Litteratur und nur auf sehr wenige eigene Beobachtungen. Die übrigen Vertebraten werden bald folgen, zumal schon die wesentlichsten Vorarbeiten beendet sind.

Noch möchte ich einiges über die Untersuchungsmethode sagen. Ausser der selbstverständlichen Benutzung kompleter Serien in verschiedenen Schnittrichtungen und der häufig ausserordentlich erspriesslichen makroskopischen Präparation (mit Lupe) wurden in ausgedehntester Weise Rekonstruktionen nach der Bornschen klassischen Methode angefertigt. Ohne diese ist es absolut unmöglich, auch nur ein einigermassen sicheres Bild von der Zungenentwickelung zu erlangen. Technische Angaben will ich nicht weiter machen, nur möchte ich sagen, dass ich vielfach zum Ausfüllen der Stufen des zusammengesetzten Modells und zur Ergänzung unwesentlicher Teile die bei Bildhauern gebräuchliche Plastilina benutzt habe. Obgleich sie nicht so hart wie Wachs wird, hat sie sich doch recht gut bewährt, indem sie die Arbeit abkürzt und den so gefürchteten heissen Spatel, der manche Einzelheiten verwischen kann, so gut wie überflüssig macht. Auf die möglichst vollkommene Glättung der Oberfläche wurde besonderer Wert gelegt, ebenso darauf,

dass am fertigen Modell die Entstehung aus einzelnen Platten möglichst verdeckt wurde. Zu dem Zweck wurden alle Modelle noch mit Ölfarbe überstrichen. Manche Formationen wurden dann überhaupt erst deutlich. Natürlich wurde in den Zeichnungen der Modelle, die ich zum grossen Teil der Kunst des hiesigen Universitäts-Zeichenlehrers Peters verdanke, auch niemals die Richtung der Platten, die das Modell bilden, angedeutet. Die öfter geübte Art, diese Platten zum Teil recht derb anzudeuten, halte ich für eine überflüssige, ja schädliche, pedantische Geschmacklosigkeit. Durch diese Plattenrichtung wird der Blick oft genug von wichtigen Teilen abgelenkt und die Auffassung erschwert. Wie kann man einen notwendigen Übelstand einer Methode so hervorheben? Das ist gerade so, als wenn man bei einer geometrischen Konstruktion die Hülfslinien besonders stark auftragen wollte.

Die Schwierigkeiten, in einer Ansicht des Modells alle Einzelheiten gut wiederzugeben, sind so wie so schon gross genug. Da muss die Beschreibung zu Hülfe kommen, die, wenn man alles berücksichtigen will, da doch alles in der in Betracht kommenden Gegend wichtig ist, oft schwerfällig werden muss. Hier liessen sich sehr umständliche Beschreibungen in der That nicht vollständig vermeiden, und es mag die Übersichtlichkeit der komplizierten Verhältnisse oft darunter gelitten haben. In der Absicht, wichtige Vorgänge hervorzuheben und alles klar und leicht verständlich darzustellen, wurden mitunter Wiederholungen nötig. Schliesslich hoffe ich, durch sorgfältige Zusammenfassung, ausführliche Figurenerklärung und Beifügung von schematischen Darstellungen doch noch das erstrebte Ziel erreicht zu haben.

Von Textfiguren wurde besonders reichlicher Gebrauch gemacht. Alle Textfiguren sind, soweit das nicht ausdrücklich bemerkt ist, überzeichnete Photographien, für die mit vollem Recht neuerdings Hans Virchow und Sobotta eingetreten

sind. Von der Wiedergabe der Photographien selbst wurde durchaus abgesehen, weil ich der Überzeugung bin, dass diese Mikrophotographien nur in seltenen Fällen geeignet sind, auch bei aller technischen Vollendung das klar zu zeigen, was gezeigt werden soll.

Als Grundlagen für Zeichnungen sind sie von allergrösstem Wert und übertreffen an Brauchbarkeit alle anderen Methoden. Die bei etwas stärkerer Vergrösserung als in der Wiedergabe aufgenommenen Platten[1]) wurden auf Salzpapier kopiert, und auf dieser Kopie wurde mit unverwaschbarer Tusche alles genau nachgezeichnet, wo nötig unter der Lupe und immer unter Kontrolle des mikroskopischen Bildes des Präparates. Einige Gewebe wurden dabei schematisiert, z. B. das äussere Epithel wurde mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben; Knochen und Knorpel etc. wurden einheitlich ausgefüllt. Das Silberbild wurde zuerst mit Jodjodkaliumlösung und Cyankalium entfernt. Später bewährte sich aber zu dem Zwecke besonders gut der bekannte photographische Abschwächer (Ferridcyankalium-unterschwefligsaures Natron) in stärkerer Lösung. Nach sorgfältigem Auswaschen erhält man dann ein schwarzes Bild auf schneeweissem Grund, das dann zinkographisch vervielfältigt werden kann.

Über die Konservierung der Embryonen und Färbung der Serien habe ich nichts Besonderes zu sagen, es ist selbstverständlich, dass sie allen modernen Anforderungen entsprechen, soweit ich selber darauf Einfluss haben konnte[2]).

Ich habe auch Material, das konserviert in meine Hände gelangte, benützen müssen, da es mir unmöglich war, alles selbst

1) Für diese Mikrophotographien haben sich die neuen von Winkel hergestellten Objektive ganz hervorragend bewährt.

2) Für die Konservierung der Larven der Amphibien hat sich besonders gut die Flüssigkeit von Tellyesnicky bewährt. Statt der Kalibichromicumlösung wurde öfters die gerade vorhandene Müllersche Flüssigkeit, mit dem nötigen Eisessigquantum versetzt, verwendet.

zu beschaffen. Sehr wertvolle Embryonen verdanke ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen folgender Herren: Gasser, Hubrecht, Keibel, M. Märtens, P. Mayer, Sobotta, Strahl, denen ich auch an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank ausprechen möchte.

Ein ausführliches Litteraturverzeichnis wird am Schluss der ganzen Arbeit folgen.

I. Urodelen.

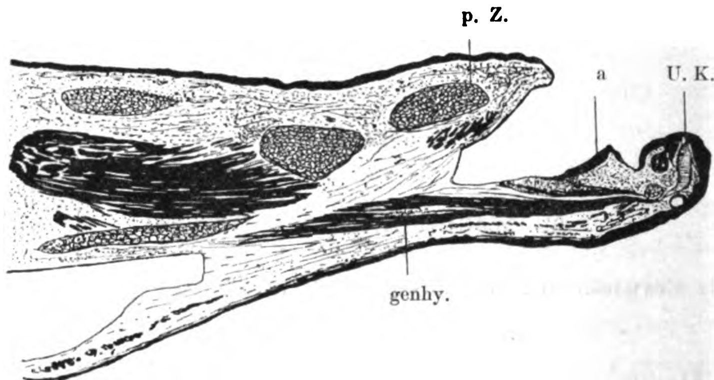
A. Salamandra und Triton.

1. Entwickelung der äusseren Form der Zunge mit ihren Drüsen.

Hauptsächlich wurden Salamandra maculata sowohl in Larvenform, wie im ausgewachsenen Zustand, sowie auch einige Larven von Salamandra atra und den einheimischen Tritonen untersucht. Zunächst können alle genannten Species der folgenden Schilderung zu Grunde gelegt werden, da bei der Ausbildung der Form der Zunge keine irgendwie erheblichen Unterschiede zwischen ihnen bemerkt wurden und sich gerade bei dem Material von Salamandra Lücken zeigten, die vorzüglich von dem Tritonenmaterial ausgefüllt wurden.

Die Untersuchung der jüngeren Larven giebt zunächst wenig Ausbeute, denn die Zungenanlage besteht nur aus dem Überzug des Apparates der Visceralknorpel mit ihrer Copula. Durch die vordere Grenzlinie dieses Apparates (cf. Tafelfigur 4) ist auch die vordere Kontur der Zungenanlage gegeben. Allerdings ragt die Zungenanlage über die Knorpel um ein nicht unbeträchtliches Stück hervor, sodass der vordere Teil der Zunge

frei von Stützapparaten ist. Daher ist die vordere Grenzlinie der Zunge (vergl. die punktierte Linie in Tafelfig. 4) von oben her gesehen etwas stumpfer als der Bogen, den das Hyoid mit seiner Copula bildet. Zugleich ist dieser vordere Teil der Zunge auch muskelfrei. Die Zunge ähnelt in dieser Zeit durchaus der Fischzunge, zumal da an ihr auch keine aborale Abgrenzung zu erkennen ist.



Textfigur 1.

Larve von Salam mac. ca. 50 mm lang. Sagittalschnitt neben der Mittellinie. p. Z die primitive Zunge, nicht mehr ganz auf der Höhe der Ausbildung; in ihr die Knorpel des Visceralskelettes, mit den an ihnen einsetzenden Muskeln. U. K. Unterkieferknorpel mit aufliegendem Knochen, der schraffiert ist. genhy. Musculus geniohyoideus (die verschiedenen Portionen dieser Muskelmasse sind hier und in den folgenden Bildern nicht besonders bezeichnet) a ist die verdicktes Epithel tragende Stelle zwischen dem Unterkiefer und der Anheftungsstelle der primitiven Zunge; von dem Unterkiefer ist dies ganze Gebiet durch eine tiefe Falte abgegrenzt. Die mit a bezeichnete Epithelverdickung bildet die Ausgangsstelle, von der aus sich die zahlreichen Drüsen späterer Stadien bilden. Zu ihr und zwischen ihr und der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge“ strahlt, die hier nicht besonders bezeichnete Anlage des Musculus genioglossus aus, der nur in seiner dem Geniohyoideus zugewendeten Seite deutlich differenzierte Fasern enthält, in seinem der Schleimhaut zugewendeten Teile nur aus Zellen und Zellreihen besteht. Das Epithel ist wie an allen Textfiguren nur durch eine schwarze Linie dargestellt.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

So bleibt die Zunge lange Zeit während des Larvenlebens; die Gestalt ändert sich nicht erheblich. Wir können diesen Zustand als den der primitiven Zunge bezeichnen, der so lange zu beobachten ist, als die Larve voll entwickelte äussere Kiemen besitzt. Dann erst, wenn diese zu schwinden beginnen, ändert sich das Aussehen der Zunge, um dann allmählich die Gestalt anzunehmen, die die Zunge des erwachsenen Tieres be-

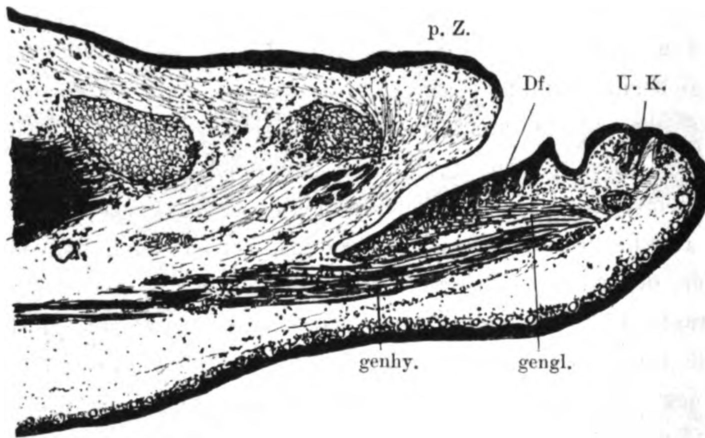
sitzt (cf. Tafelfig. 3). Salamanderlarven, die eine Länge von ca. 50 mm haben, zeigen noch diese primitive Form der Zunge. In der Textfigur 1 ist ein Sagittalschnitt durch die Zunge einer solchen Larve abgebildet.

Um diese Zeit beginnt nun eine sehr wichtige Umwandlung in dem beschriebenen Gebiete des Mundbodens, die leider so schnell zu verlaufen scheint, dass es mir nicht möglich war, alle Stadien, die in Betracht kommen, bei derselben Species zu demonstrieren, weshalb Bilder von Salamandra und Triton Verwendung finden sollen. Eine Larve (Sal. mac.) von ca. 55—60 mm Länge besitzt nämlich schon eine Zunge, die dem des ausgewachsenen Tieres durchaus ähnlich und gleichwertig ist.

Um diesen Vorgang deutlich zu machen, müssen wir noch bei dem Stadium verweilen, dem die Textfigur 1 entnommen ist. Der breite Raum des Mundbodens, der zwischen dem Unterkiefer, der wie diese Figur deutlich zeigt, durch eine wohl ausgeprägte Falte von dem Mundboden abgegrenzt ist, und der Stelle liegt, wo die primitive Zunge in die Mundschleimhaut umbiegt, zeigt eine mit a markierte Stelle. Diese ist, wie sofort sichtbar, durch bedeutend erhöhtes Epithel ausgezeichnet. Zunächst ist diese Stelle noch klein, in der Medianebene am deutlichsten und geht nach hinten und an den beiden Seiten, allmählich in die übrige Mundschleimhaut über. Nach dem Unterkiefer zu ist aber auch dort schon eine deutliche, scharfe Grenze sichtbar. In älteren Stadien dehnt sich diese Stelle nach den Seiten und namentlich auch nach hinten erheblich aus; vorn setzt die Falte gegen den Unterkiefer der Ausbreitung eine Grenze. Allmählich wird fast der ganze Teil des Mundbodens der zwischen dem Unterkiefer und der „primitiven Zunge" gelegen ist, von erhöhtem Epithel ausgefüllt. Während dieser Ausbreitung der Epithelverdickung beginnen an allen Stellen Drüsen in die Schleimhaut hineinzuwachsen. Diese Drüsen sind einfache schlauchförmige Epithelzapfen mit und ohne Lumen.

Die mit Lumen versehenen sind die in der Entwickelung voran gehenden.

In der Tafelfigur 1 ist an einer Rekonstruktion die in Betrachtkommende Gegend dargestellt. In der Tafelfig. 2, die nach direkter Zeichnung eines Präparates gewonnen wurde, sieht man zwischen dem Unterkiefer (U. K.) und der „primitiven Zunge" eine in die Mundhöhle hervorspringende hinten in der



Textfigur 2.

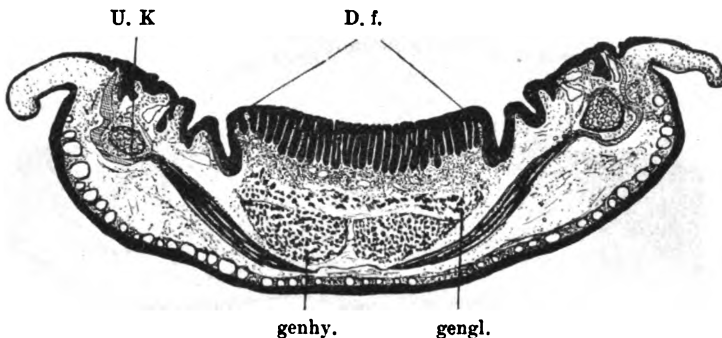
Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch den Unterkiefer und Mundboden einer Larve von Triton alpestris gegen das Ende der Metamorphose, mit äusseren Kiemen, die schon in der Rückbildung begriffen sind. Die primitive Zunge (p. Z.) hat noch fast dieselbe Ausbildung, wie in Textfigur 1. In dem Felde unter und vor der primitiven Zunge sind deutliche Drüsenanlagen entstanden. Zu diesen strahlen Muskelfasern des Musculus genioglossus (gengl.). In der primitiven Zunge liegen Knorpelstücke des Hyobranchialskelettes, an die sich Muskelfasern ansetzen. In der äusseren Haut sind bereits Drüsen. U. K. Unterkiefer.

Vergrösserung ca. 1 : 22.

Mitte etwas vertiefte Platte, die seitlich zwei, vorn eine Falte von dem Unterkiefer trennen. Die deutlich drüsentragenden Stellen sind in der Abbildung durch eine schwarze Linie umrandet. Die umzogene Figur hat die Gestalt eines Hufeisens. Die Textfig. 3 zeigt einen Querschnitt des Unterkiefers dieser Larve; der Schnitt ist an der Stelle geführt, wo in der Tafelfig. 1 die beiden Striche angebracht sind.

Die Spitze der primitiven Zunge ist in der erwähnten Rekonstruktion (Tafelfig. 1) ebenfalls zu erkennen; sie ist sehr stumpf und im Sagittalschnitt stark abgerundet, sodass sie nicht mehr so weit frei nach vorn ragt, wie in Textfigur 1.

In der Textfigur 2, die einen Sagittalschnitt durch die primitive Zunge und den Mundboden einer ca. 35 mm langen Larve von Triton alpestris, bei dem die Kiemen schon in der



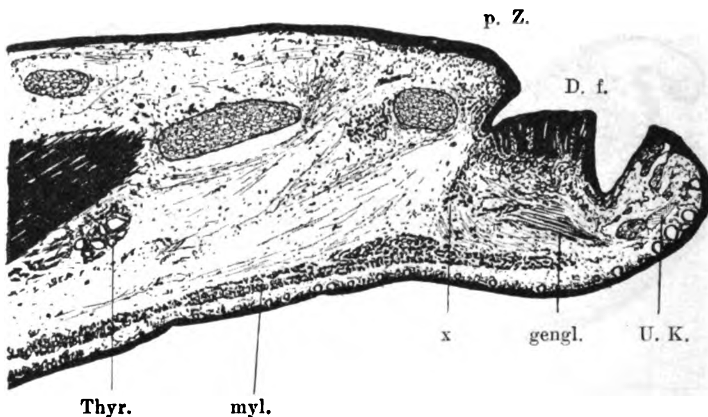
Textfigur 3.

Larve von Salamandra mac. 50–52 mm lang, deren äussere Kiemen schon in der Rückbildung begriffen sind Querschnitt durch das Drüsen tragende Fold hinter dem Unterkiefer, zwischen der „primitiven Zunge". (Vergl. auch Tafelfigur 1 mit der dazu gehörigen Erklärung. An der dort bezeichneten Stelle ist der Schnitt geführt.) U. K. Unterkiefer mit schraffierter Knochenauflagerung; an dieser setzt sich der Musculus mylohyoideus an, der mit dem der anderen Seite in der Mittellinie durch Bindegewebe vereinigt ist. genhy. Musc. geniohyoideus. gengl. Musculus genioglossus, dessen Fasern in der Mittellinie nicht mehr getrennt sind. D. f. das Drüsen tragende Feld, das durch eine Falte und einen niederen Wall von der Unterkiefergegend getrennt ist. Die Drüsen sind alle einfach schlauchförmig, an einzelnen ist auch das Lumen zu erkennen, namentlich an denen, die der Mittellinie nahe liegen. Am lateralen Rande des Feldes sind mehrere kleinere Drüsenanlagen ohne Lumen zu sehen. In der äusseren Haut liegen zahlreiche Drüsen.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Rückbildung begriffen sind, zeigt, haben sich fast in dem ganzen Gebiet des Mundbodens zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer die eben erwähnten Drüsen angelegt. Noch aber liegt diese Gegend ungefähr in demselben Niveau, wie in dem Stadium der Textfigur 1. Besonders reichlich sind die Drüsen in der oralen Partie, nahe am Unterkiefer, der auch hier wieder durch eine deutliche Falte von dem Drüsengebiet abgegrenzt ist. Anders liegen die Verhältnisse in einem etwas älteren Stadium

von derselben Species (cf. Textfig. 4). Jetzt beginnt das Drüsen tragende Feld deutlich in die Mundhöhle vorzutreten. Die Drüsen sind wesentlich länger geworden; zugleich fällt aber auf, dass die fragliche Gegend des Mundbodens in oral-aboraler Richtung kürzer geworden ist. Die primitive Zunge, die in ihrer typischen Form noch wohl erhalten ist, ragt nicht mehr soweit frei oralwärts vor. Diese beiden zuletzt erwähnten Thatsachen hängen, wie eine Vergleichung der Textfiguren zeigt, durchaus von ein-



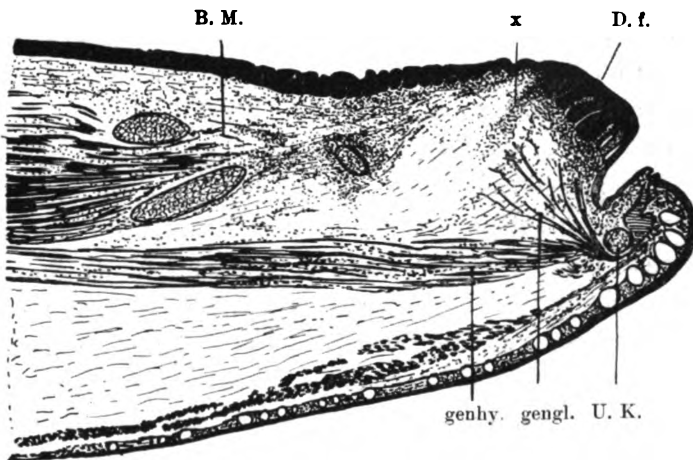
Textfigur 4.

Sagittalschnitt dicht neben der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers und des Mundbodens einer Larve von Triton alpestris, deren äussere Kiemen schon stark zurückgebildet sind. Die primitive Zunge ist noch wohl zu erkennen, ihre Unterseite ist aber nicht mehr so frei, wie in Textfigur 1 und 2, sondern mit ihr ist der aborale Teil des Drüsen tragenden Feldes (D. f.), das stark gehoben ist, verschmolzen. Die Linie, in der die Verschmelzung erfolgt ist, ist noch in dem mit x bezeichneten Bindegewebsstrange zu finden. Nur wenige Fasern des Genioglossus (gengl.), keine des Geniohyoideus sind in der Abbildung zu sehen, da der Schnitt sehr nahe der Mittellinie geführt ist. Unter der Muskelmasse, die zum Hyobranchialskelett zieht, liegt, wie in Textfigur 2 die Glandula Thyreoidea (Thyr.). myl. Musculus mylohyoideus. U. K. Unterkieferknorpel.

Vergrösserung ca. 1 : 22.

ander ab. Der hintere drüsenfreie Bezirk des Gebietes vor der primitiven Zunge, der sich in der Textfigur 2 schon der unteren ventralen Fläche der primitven Zunge genähert hatte, ist nun mit ihr verschmolzen, was dadurch auch noch bewiesen wird, dass wir die Stelle der Verschmelzung an dem in der Textfigur 4 mit x bezeichneten Orte in einem dichtere Zellmassen enthaltenden Strange finden.

Ob in diesem Strange noch Epithelzellen vorhanden sind, die da sein müssten, wenn die beiden genannten Teile sich vollkommen an einander gelegt hätten, und mit einander verschmolzen wären, habe ich mit positiver Sicherheit bei diesem Stadium nicht entscheiden können; wir werden darauf bei der Beschreibung eines späteren Stadiums noch zurückkommen. Es wäre wohl



Textfigur 5.

Larve von Salamandra mac., von etwa 5 über 50 mm Länge, älteres Stadium als Textfigur 4 Sagittalschnitt nebon der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers mit Zunge. Die „primitive Zunge" hat sich mit dem ursprünglich vor ihr liegenden Drüsenfelde vereinigt (cf. Text). An der mit D. f. bezeichneten Stelle sind zahlreiche Drüsen sichtbar. Bei x ist die hier immer deutliche Grenze, in der sich der ursprünglich vordere Abhang der „primitiven Zunge" mit dem drüsentragenden Abschnitt des Mundbodens vereinigt hat Die Grenze ist auch an dem dünnen Epithelbelage kenntlich. In dem hinteren Teile liegen die nicht näher bezeichneten Schnitte durch die Knorpel des Visceralskelettes, an die von hinten her Muskeln ansetzen (B. M.). U. K. Unterkiefer mit (schraffiertem) Knochenbelag. gengl. der vom Unterkieferknochen entspringende, in die vordersten Abschnitte der Zunge einstrahlende Musculus genioglossus. An derselben Stelle setzt der Musculus geniohyoideus (genhy.) an. Unter der Haut, die zahlreiche Drüsen hat, liegen die Schräg- und Querschnitte des Musculus mylohyoideus.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

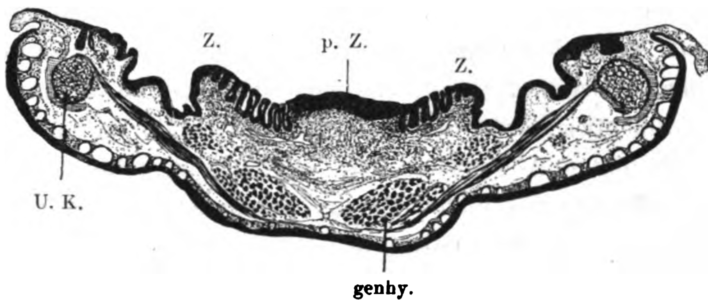
denkbar, dass die Verschmelzung so zustande käme, dass nur die bindegewebigen Teile sich an einander legten und die Epithelüberzüge schrumpften und gleichsam dorsalwärts in die Höhe geschoben würden.

Die Abbildung, die in der Textfigur 5 wiedergegeben ist, zeigt auf einem Sagittalschnitt durch eine Salamanderlarve von etwas

über 50 mm Länge wieder die in Betracht kommende Gegend. Hier ist nun von der Spitze der primitiven Zunge auf den ersten Blick nichts zu sehen. Es wird aber wohl sehr leicht klar sein, dass der Prozess, der im vorigen Stadium im Gange war, nun zu einem gewissen Abschluss gekommen ist, in dem sich das Drüsenfeld so vollkommen an die primitive Zunge angelegt hat, dass ihre Spitze verschwunden ist. Mit Hülfe des Zellstranges x, der zweifellos dem gleich bezeichneten der Textfigur 4 entspricht, indem er auch hier die Verschmelzungszone der vorderen Fläche der primitiven Zunge mit der aboralen Fläche des stark gehobenen Drüsenfeldes angiebt, wird es sehr leicht, die Spitze der primitiven Zunge auch jetzt noch zu erkennen: sie liegt genau da, wo die drüsenhaltige Schicht aufhört, und wo das zunächst noch recht dünne Epithel beginnt, das dann weiter hinten in dickeres übergeht. Der mit x bezeichnete Zellstrang — die vordere Grenze der primitiven Zunge — konnte an mehreren anderen Präparaten noch mit viel grösserer Deutlichkeit gesehen werden. Noch immer bewahrt das hinter ihm liegende Gewebe seinen spezifischen Charakter; es besteht nämlich aus ganz lockerem zellarmen Gewebe; zwischen den Zellen sind grosse Zwischenräume. Ausserdem ist an Sagittalschnitten recht auffallend, dass in dem nun am Boden der Mundhöhle liegenden einheitlichen Wulst, der vorn eine dicht mit Drüsen besetzte Spitze trägt, entsprechend seiner Entstehung aus zwei verschiedenen Abschnitten — der primitiven Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodenbezirk — diese beide auch jetzt noch insofern zu unterscheiden sind, als in der primitiven Zunge die Anordnung der Zellen im allgemeinen einer Wachstumsrichtung von hinten unten nach vorn oben entspricht, während in dem emporgehobenen Drüsenfelde die Zellordnung mehr ein Aufstrahlen von vorn unten nach hinten oben zeigt. Bei der Besprechung der Entwickelung der Muskulatur, die uns weitere wichtigere Beweise für die geschilderte Art der Zungenentwickelung giebt, wird diese Thatsache noch mehr in die Augen springen.

Hier in diesem Stadium findet man in dem mit x bezeichneten Strange noch Zellformen bei starker Vergrösserung, die höchst wahrscheinlich Reste von Epithelzellen sind. Sie sind in kurzen Strängen, unregelmässigen Klümpchen u. s. w. angeordnet; was weiter aus ihnen wird, kann ich nicht angeben, wahrscheinlich gehen sie zu Grunde.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung breitet sich der Drüsen tragende Abschnitt auf dem Mundbodenwulst, der nun



Textfigur 6.

Larve von Salamandra maculata von 55 mm Länge. Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge. Er hat gerade die Spitze der verwachsenen primitiven Zunge getroffen (p. Z.); eine Abgrenzung dieser von seitlichen Teilen ist nicht mehr zu erkennen, aber sehr deutlich ist, dass jener hineinragende Zwickel keine Drüsen trägt, sondern nur hohes Epithel mit den gewöhnlichen Charakteristiken des Mundhöhlenepithels; erst seitlich von dieser Stelle liegen hier mit Z bezeichnete Stellen, die viele Drüsen tragen, die aber alle zu dem Drüsen tragenden Felde gehören, das früher vor und unter der primitiven Zunge lag. U. K. Unterkiefer. genhy. Musc. geniohyoideus. Die übrigen Verhältnisse sind aus den früheren Textfiguren leicht verständlich.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

als definitive Zunge bezeichnet werden kann, in aboraler Richtung aus, wie mir scheint auf Kosten der ziemlich stark schrumpfenden primitiven Zunge.

Immer noch ist die Verteilung der Drüsen auf der Zunge dem in Tafelfigur 2 gegebenen Bilde ähnlich. Noch ist jene hufeisenförmige Gestalt der Drüsenausbreitung zu erkennen, noch grenzt sich auch in histologischer Hinsicht die sonst vollkommen verschmolzene primitive Zunge von dem neu angelegten Teile ab. Dies ist am deutlichsten an Querschnitten zu beobachten,

die im Zungengebiet lateral am Rande der Zunge jederseits ein Drüsenteil zeigen, während in der Mitte keine Drüsen sind, sondern nur die mit hohem Epithel versehene gewöhnliche Mundschleimhaut. Textfig. 6 erläutert diese Verhältnisse. Dieser Zipfel drüsenlosen Gebietes, der von hinten her in die drüsentragende Zungenanlage hineinragt, erhält nun beim Weiterfortschreiten der Zungenentwickelung ebenfalls drüsenähnliche Gebilde. Dass diese späten und an anderer Stelle sich entwickelnden epithelialen Einstülpungen sich histologisch anders verhalten als die früher gebildeten, habe ich an dem mir zu Gebote stehenden Material ebenso wie Holl (86) nachweisen können. Doch wollen wir, ehe wir auf diesen Punkt eingehen, die Formentwickelung der Zunge noch zu Ende führen.

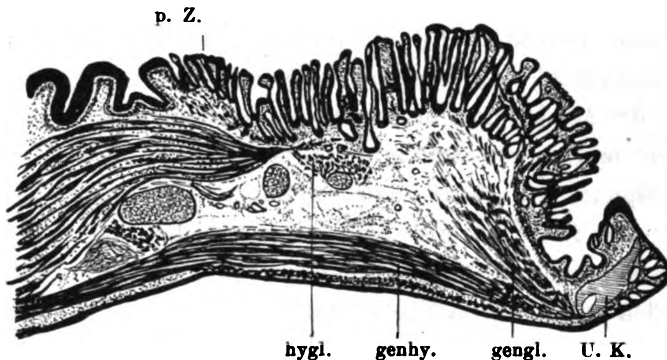
Die hintere Abgrenzung der Zunge, die bis dahin noch nicht so wie bei der ausgebildeten Zunge beschaffen war, beginnt nun deutlicher zu werden, indem das Drüsen tragende Feld hinten wallartig emporwächst, zusammen mit dem von ihm umfassten, zugespitzten Teil der primitiven Zunge.

Nun grenzt eine quer von rechts nach links verlaufende Falte die definitive Zunge von dem hinter ihr gelegenen Mundboden ab. Daraus, dass diese Falte in einer annähernd geraden, mitunter sogar etwas aboral convexen Linie verläuft, kann a priori schon geschlossen werden, dass die Spitze der Schleimhaut der Gegend der primitiven Zunge mit in die definitive Zunge hineinbezogen wird. Wenn nämlich das drüsentragende Feld allein durch eine Falte aboral begrenzt würde, dann müsste diese einen oralwärts convexen Verlauf zeigen, entsprechend der hufeisenförmigen Gestalt des Drüsenfeldes. Wir werden sogleich sehen, dass histologische Thatsachen auch noch für die Verwendung der Spitze der primitiven Zunge zur Bildung der definitiven sprechen. Die weitere Ausbildung der Zunge besteht wesentlich im Wachstum der Ränder, die pilzförmig über die Unterlage, die am Boden der Mundhöhle festgewachsen ist, hin-

über ragen. Dementsprechend breiten sich die Drüsen auch nach allen Richtungen auf der Zunge aus, mit Ausnahme des Zipfels, der von der primitiven Zunge geliefert wurde.

Die Textfig. 7 zeigt diese Drüsenausbreitung, da sie einem Sagittalschnitt entnommen wurde, nur in der Richtung nach dem Unterkiefer zu, von dem der vordere Rand der Zunge durch ein drüsenfreies Stück getrennt ist.

Dass fast alle Ränder der erwachsenen Zunge über die Anhaftungsstelle hinübergewachsen sind, kommt an der radiären



Textfigur 7.

Ausgewachsenes Exemplar von Salamandra maculata. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit Zunge, neben der Mittellinie. Die Zunge, vom Unterkiefer deutlich getrennt, ist vollkommen besetzt mit Drüsen, die namentlich in der Mitte ausserordentlich lang sind. Die hintere Abgrenzung ist nun auch deutlich geworden, die Grenzfalte würde bei noch mehr seitlich gelegten Schnitten noch tiefer sein. Zwischen die Drüsen strahlen Muskelfasern aus. In die Zunge gelangen Fasern des Musculus hyoglossus (hygl.) und die besonders zahlreichen des Musc. genioglossus (gengl.). Zungenbeinknorpel sind in der Zunge als Querschnitte zu erkennen. U. K. Knochen (schraffiert) des Unterkiefers. genhy. Musculus geniohyoideus. Zwischen ihm und der Haut liegen Fasern des Musculus mylohyoideus. p. Z. Gegend der primitiven Zunge.

Vergrösserung ca. 1 : 12.

Stellung der Drüsenreihen zum Ausdruck, die die Tafelfig. 3 gut zeigt. In der Mitte des vergrösserten Bildes der dorsalen Ansicht der Zunge sieht man ungeordnete Drüsen stehen; dann beginnen sie sich nach dem Rande hin zu ordnen, um in ziemlich regelmässige Reihen überzugehen.

In gewissem Sinne hat die Zunge des Salamanders nach hinten auch jederseits zwei Zipfel, die allerdings nicht an dem

Kontur zu erkennen sind, sondern nur daran, dass die Mitte des hinteren Randes weniger frei vorragt als die seitlichen Teile.

Vorher wurde schon kurz angedeutet, dass die Zunge des fertigen Salamanders — auf diesen beziehen sich die folgenden Angaben zunächst — auch im Hinblick auf den histologischen Bau für Entstehung aus den beiden allerdings sehr ungleichwertigen Stücken spricht. Nach den genauen Untersuchungen von Holl, die ich im wesentlichen bestätigen kann, der unter anderem die Zunge von Salamandra maculata besprochen hat, befinden sich auf der ganzen Zunge mit Ausnahme des sogleich zu erwähnenden Bezirkes, Drüsen, „die teils kurze, relativ weite, unverästelte Schläuche besitzen, teils aus langen, engen, meist weit in die Muskulatur hineinreichenden Schläuchen bestehen. Dagegen fehlen an dem hinteren mittleren Teile der Zunge (Zungenspitze, wie Holl sagt) eigentliche Drüsen; dafür sind massenhafte Einsenkungen bemerkbar, welche mit demselben Epithel ausgekleidet sind, wie man es an dem Zungenrande, an der Unterfläche, und ähnlich auch am Mundboden, bestehend aus lang gewimperten Flimmerzellen und Becherzellen, findet, und die eine verschiedene Tiefe haben können: sie stellen Krypten der Zunge dar. Die Furchen, die man an der oberen Fläche der hinteren Spitze der Zunge schon mit blossem Auge beobachten kann, sind nichts anderes als Krypten". An der Tafelfigur 3, die die Ansicht der Zunge eines ausgewachsenen Salamanders mit samt dem Mundboden darstellt, ist der Teil, der sich histologisch in dem erwähnten Sinne different zeigt, mit einer schwarzen Linie umzogen und demonstriert so also das Gebiet der Urodelenzunge, das wir als Abkömmling der Spitze der primitiven Zunge aufzufassen haben. Diese Figur zeigt zugleich die Form einer gut konservierten Zunge, die hier wohl nicht weiter beschrieben zu werden braucht. Einige Differenzen, die die Beschreibung der makroskopischen Ansicht der Salamanderzunge, wie sie Holl giebt, in Vergleich zu meiner

Abbildung und Schilderung aufweist, mögen wohl durch verschiedene Konservierung, verschiedenen Kontraktionszustand etc. bedingt sein, und brauchen hier kaum des Näheren erörtert zu werden.

Dass der Rand und die Unterfläche der Zunge den Charakter der Mundhöhlenschleimhaut aufweist, braucht kaum wunder zu nehmen, denn beim Herauswachsen der ursprünglich platt dem Mundboden anliegenden Zunge werden die frei werdenden Ränder eben diese Schleimhaut mit sich nehmen.

2. Litteratur.

Es scheint wohl angebracht, bevor wir weiter die Entwickelung der Zunge besprechen, sogleich auf die Schilderungen der vorhandenen Litteratur einzugehen, die sich auf die Ausbildung der äusseren Form und der Drüsen der Urodelenzunge beziehen.

Von neueren Angaben liegen über die Entwickelung von Triton und Salamandra die Untersuchungen von Gegenbaur (94) vor, die natürlich besonderer Beachtung bedürfen, vor allem auch schon der phylogenetischen Betrachtungen wegen, die daran geknüpft werden, auf welch letztere aber erst später, wenn wir einen Überblick über sämtliche Zungenbildungen gewonnen haben, eingegangen werden kann. Gegenbaur sagt: Bei Salamandra und Triton „bieten jüngere Larven ziemlich übereinstimmende Befunde. Die Schleimhaut der Mundhöhle tritt von der Überkleidung des Skelettes der Kiemen vorn über die vorderste Copula wie über den zu dieser gelangenden Hyoidbogen hinweg und senkt sich in eine diese Teile vom Unterkiefer trennende Einfaltung, gegen welche somit der Kiemenapparat — von einer Zunge kann noch keine Rede sein — einen Vorsprung bildet.“ Damit beschreibt Gegenbaur das, was ich oben als „primitive Zunge“ bezeichnet habe. Dann fährt er fort: „Dieser Vorsprung . . . . bildet den Ausgangs-

punkt wichtiger Veränderungen. Bei etwas älteren Larven zeigt die noch einfache, von bereits zweischichtigem Epithel überkleidete Schleimhaut eine Verdickung ihrer bindegewebigen Grundlage. Hyaline Intercellularsubstanz, von Bindegewebselementen durchsetzt, bildet am Vorderrande jenes Vorsprunges eine allmählich bedeutender werdende Schicht. Sie ist auf den Schnitten der Serie vom Epithel aus kontinuierlich bis zu den Knorpelstücken des Hyoid zu verfolgen, ohne eine Sonderung in verschiedene Straten, die etwa als Submucosa und Mucosa zu deuten wären, wahrnehmen zu lassen. Nur unmittelbar am Knorpel giebt sich aus der Stellung der Zellen ein etwas anderes Verhalten kund, sodass man von einer periostalen Schicht sprechen kann. Aber diese ist nur eine einfache, dünne Zelllage, welche gegen die übrige Gewebsmasse völlig zurücktritt. Es ist also hier ein vom Hyoid vorragender Wulst entstanden, welcher vom Epithel überkleidet wird. Die Muskulatur des Kiemen- und Zungenapparates ist an jener Bildung gänzlich unbeteiligt und bewahrt ihre frühere Anordnung [1]). Die Wulstbildung hat zwar ihre grösste Ausdehnung nach vorn hin, allein sie erstreckt sich dann auch etwas nach der oberen Fläche in Überlagerung des Copularknorpels, sodass man sich den Bindegewebswulst mit gewölbter Oberfläche zu denken hat."

Alles das stimmt vollkommen mit meinen Beobachtungen überein; die wulstartige Hervorragung der „primitiven Zunge" ist an Tafelfigur 1 und der schematischen Figur 15a—c wohl zu erkennen. Auch die histologischen Details kann ich durchaus bestätigen.

„Die nächsten Veränderungen, wie sie mir sowohl bei Triton als auch bei Salamandra bekannt geworden, betreffen das Epithel, welches jetzt nicht mehr die regelmässige Zweischichtigkeit darbietet. Am ganzen Vorderrande der Horizontal-

---

1) Im Original gesperrt.

schnitte zeigen sich kleine Verdickungen in ziemlich regelmässigen Abständen verteilt und etwas in die Schleimhaut vorspringend. Sie geben sich als becherförmige Sinnesorgane zu erkennen, wie sie auch noch später auf der Zunge vorkommen. Der Zungenwulst tritt damit zuerst aus seinem indifferenten Verhalten. Auch in dem Bindegewebe sind ausser den durch ihre Ramifikationen erkennbaren Bindegewebszellen vorher fehlende rundliche Elemente zahlreich vorhanden, über deren Bedeutung ich nichts Sicheres angeben kann. (Leukocyten ?).

„Das nächste Stadium war mir nur vom Triton bekannt. Der schon durch die Sinnesorgane veränderte Epithelüberzug bot Einsenkungen des Epithels in das Bindegewebe dar, welche nicht als blosse Wucherungen des ersteren gelten konnten. An einigen Stellen erscheinen sie als Grübchen. Die ersten traf ich bei Larven, bei denen die Metamorphose noch nicht begonnen hatte. Der Zungenwulst trug nur vier bis fünf solcher Grübchen, die nach vorn hin offen waren. Das ist der Anfang einer mächtigeren Bildung, welche bis in die Zeit der Metamorphose, wie es scheint, sehr rasch weiter schreitet. Während die zuerst entstandenen epithelialen Einsenkungen in längere Schläuche auswachsen, kommen in deren Umgebung neue hinzu, und so gestaltet sich der Zungenwulst zu einem von Schläuchen durchsetzten Gebilde. Dass wir es hier mit Drüsen zu thun haben, bedarf keiner Betonung. Die Grübchen sind die Anfänge von Drüsenschläuchen, die ich auch beim Salamander wahrnahm. Sie bieten in ihrer grösseren Anzahl horizontalen Verlauf. Zuerst gerade gestreckt bilden sie, länger geworden, leichte Schlängelungen und zeigen sich auch im Kaliber nicht völlig gleichmässig, indem besonders terminal leichte alveoläre Buchtungen hin und wieder wahrnehmbar sind. Wie Horizontalschnitte lehren, ist die Mehrzahl dieser Drüsen in dieser selben Ebene befindlich, aber auch von der oberen Fläche her ist die gleiche Bildung erfolgt, und die von da aus entstandenen unter-

mischen sich mit den anderen. Mit diesem Vorgang ist das hyaline Bindegewebe als kompakte Masse verschwunden, indem es nunmehr zwischen den zahlreichen neu eingewucherten Drüsenschläuchen Verbreitung fand. So erscheint das ganze Gebilde als ein **drüsiges Organ.**“

Wegen der prinzipiellen Wichtigkeit der Frage habe ich den ganzen letzten Teil der Gegenbaurschen Ausführungen ununterbrochen und ungekürzt gegeben. Man ersieht daraus ganz klar, dass Gegenbaur dem Zungenwulst, oder wie ich sage und beibehalten will, der „primitiven Zunge“ die Fähigkeit zuschreibt, Drüsen zu produzieren, während ich im direkten Gegensatz dazu ausführlich dargelegt habe, dass dies Gebilde keine Drüsen, sondern nur ganz am Ende der Metamorphose kryptenartige Vertiefungen produziere, die übrigens schon in der Textfigur 5 wohl in Bildung begriffen sind.

Die Hauptmasse der Zungendrüsen hat nichts mit der primitiven Zunge zu thun. Diese spezifischen Zungendrüsen entstehen in einem ursprünglich **vor** der primitiven Zunge gelegenen Gebiet und werden an ihre vordere freie Kante durch Verwachsung angeheftet und mit ihr verschmolzen. Wenn meine Ansicht die richtige ist, wovon ich durchaus überzeugt bin, dann fallen auch einige von den Schlüssen, die Gegenbaur aus seinen Befunden zieht. Wir werden davon natürlich noch zu reden haben.

Die Erklärung der grossen Unterschiede unserer Angaben ist meiner Ansicht nach nur darin zu suchen, dass Gegenbaur die Stadien der Anlegung der beiden differenten Teile der Zunge aneinander entgangen sind, da sie ja, wie ich ausführte, ausserordentlich rasch aufeinander folgen; ja als ich die Entwickelung der Zunge mit ihren Drüsen allein untersucht hatte, wie ich zu Anfang gethan, waren mir auch diese Dinge entgangen; erst bei

der Beachtung des Musculus genioglossus und bei der Durchforschung von Sagittalserien kam mir die richtige Erkenntnis.

Die von Gegenbaur mehrfach genannten Grübchen habe auch ich, wie gesagt, an dem Rande der primitiven Zunge gefunden, glaube aber nicht, dass diese mit Drüsenanlagen etwas zu thun haben. Wenn diese Krypten aber doch von anderer Seite als Anlagen von Drüsen aufgefasst werden sollten, dann kämen sie gegenüber der enorm viel grösseren Anzahl von Drüsen, die an dem „Mundbodenteil“ der Zunge entstehen, gar nicht in Betracht, und müssten sich auch erst am letzten Ende der Zungenentwickelung zu Drüsen umwandeln, um den von den „Hauptdrüsen“ freigelassenen kleinen Bezirk der Zunge allmählich anzufüllen.

Die von Gegenbaur beobachteten Sinnesorgane habe ich auf der primitiven Zunge bei Salamandra und Triton ebenfalls sehen können; sie sind in der ganzen Mundhöhle zu finden.

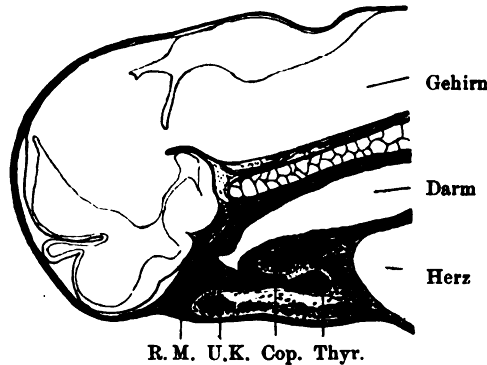
Meine Darstellung der Zungenentwickelung ist nun auch vom theoretischen Gesichtspunkt aus gut zu verwerten und für die Phylogenie des Organs von Bedeutung, ja sie fügt sich besser in die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese hinein, als die von ihm selber gegebene Darstellung. Davon am Schluss der Arbeit mehr.

3. Verhalten der Rachenmembran.

Ehe wir zum folgenden Kapitel, der Beschreibung der Entwickelung der Muskulatur übergehen, ist es nötig, noch auf einen Punkt hinzuweisen, der für die Abstammung der Zunge und ihres Epithels von Bedeutung ist, auf den auch in der Litteratur mehrmals hingewiesen wurde. Es handelt sich nämlich darum, zu entscheiden, ob das Entoderm oder das Ektoderm das Epithel des Organs liefern, oder ob etwa beide Keimblätter sich daran beteiligen. Von ausschlaggebender Bedeutung zur

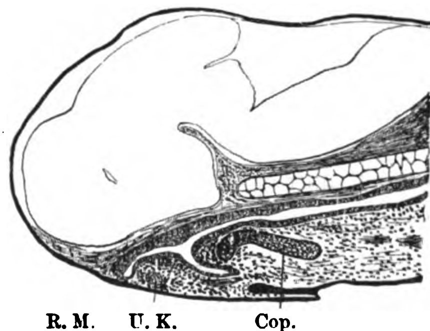
Sicherstellung dieser Frage ist die Anheftungsstelle der Rachenmembran am Unterkiefer. Alles, was oralwärts von dieser Stelle liegt, ist Ektoderm, alles, was aboral liegt, Entoderm. Für den „Zungenwulst“ (Gegenbaur s. o. S. 550), der „der primitiven Zunge“ entspricht, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass er ursprünglich von Entoderm überzogen wird, denn vor ihm liegt die mediane Thyreoideaanlage, und vor dieser erst die Rachenmembran. Goette (74) nimmt deswegen auch an, und Gegenbaur folgt ihm darin, dass die Zunge des ausgebildeten Tieres von Entoderm überzogen werde. Da wir nun aber gesehen haben, dass noch ein Bezirk des Mundbodens zur Zungenbildung verwendet wird, so ist für diesen noch die Lage zur Rachenhaut genauer zu bestimmen: dazu dienen die beiden Medianschnitte von Tritonenlarven, die in Textfigur 8 und 9 wiedergegeben sind. Sie stellen zwei kurz aufeinanderfolgende Stadien dar. In dem jüngeren von beiden (8) liegt unter der Chorda dorsalis und dem Gehirn das Darmrohr, dessen dotterhaltige Zellen durch ihre stark glänzenden Körnchen im Präparat noch viel deutlicher sind als in der Abbildung. Dieses Darmrohr besitzt zum grössten Teil ein breites Lumen, das bis kurz vor die Copula des Kiemenapparates reicht, die hier schon wulstartig vorspringt und auch schon die Anlage des Skelettsystems enthält (Cop.). Nach vorn von diesem Lumen liegen die beiden Wände des Darmrohrs dicht aneinander und bilden dort einen soliden Pfropf, der auch auf keinem anderen Schnitt der Serie ein Lumen enthält. Von diesem Pfropf erstreckt sich ein Zellstrang, der ebenfalls zweifellos aus Entoblastzellen besteht, unter die Copula ziemlich weit hinunter und endet aboralwärts mit einer kolbigen Verdickung.

Dies ist natürlich die weiterhin in zwei Gipfel auslaufende, mediane Thyreoideaanlage. Ein kleiner Zipfel des Darmlumens erstreckt sich noch nach dieser Drüsenanlage hin. Der Entoblastpfropf reicht oralwärts bis über den Unterkiefer hin an das



Textfigur 8.

Medianschnitt durch den Kopf einer ca. 7,5 mm langen Larve von Triton cristatus. Das Bild zeigt noch keine eigentliche Rachenmembran, sondern am vorderen Ende des Darmrohres nur einen soliden Zapfen, von Entodermzellen, der bis an das hier mit einer schwarzen Linie gezeichnete Entoderm reicht. Die dem Entoderm angehörigen Zellen zeigen noch deutlich die Dotterkörnchen, und sind im Bilde fein punktiert. Der Wulst über der Copula des Branchialapparates ist schon deutlich nach vorn abgerundet, unter ihm liegt die mediane, unpaare Thyreoideaanlage (Thyr.). Cop. Copula des Visceralskelettes. U. K. Unterkieferknorpelanlage. R. M. Stelle der zukünftigen Rachenmembran. Das Gehirn ist in Umrissen angedeutet unter ihm liegt die in ganzer Ausdehnung getroffene Chorda.



Textfigur 9.

Medianschnitt durch den Kopf einer etwas älteren ca. 8 mm langen Larve von Triton cristatus. Das Vorderdarmrohr hat in ganzer Ausdehnung ein Lumen, der vorn liegende Pfropf ist geschwunden und eine dünne einzellige Schicht stösst an das ebenfalls schwarz gezeichnete Ektoderm. Im Unterkiefer und in der an der Unterseite schon wesentlich freier gewordenen primitiven Zunge sind die Knorpelstücke schon deutlicher abgegrenzt. Die mediane Thyreoideaanlage ist nicht mehr zu sehen. Gehirn ist ebenfalls nur im Umriss gezeichnet.

Bezeichnung wie vorher.

schwarz gezeichnete Ektoderm heran, das dort keine Einstülpung oder Einziehung zeigt. In dem Unterkiefer ist auch schon die Knorpelanlage deutlich (U. K.). Eine eigentliche Rachenmembran ist hier noch nicht vorhanden. Diese ist erst in dem nächsten Stadium (9) sichtbar. Das Entoderm, das das Darmrohr bekleidet, hat ebenfalls noch die Dotterkörnchen in seinen Zellen. Das Lumen ist viel enger geworden; die Copula des Hyobranchialskelettes ist jetzt auch von unten her frei geworden, indem das Lumen, das dorthin im vorigen Stadium einen kleinen Zipfel vorsandte, weiter unter sie (ventral) hinuntergewachsen ist. Nach vorn ist das Lumen bis an das Ektoderm vorgewachsen und berührt dies in einfacher Zelllage; jetzt ist also die typische Rachenmembran gebildet, die am vorderen Rande des Unterkiefers festgeheftet ist. Nun kann es auch gar keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Zunge vollständig von dem Entoderm mit Epithel versehen wird, denn nicht nur die primitive Zunge, sondern auch das vor ihm gelegene bis zum Unterkiefer reichende Mundhöhlengebiet liegt innerhalb der Rachenmembran. Die alte Angabe, dass die Urodelenzunge vom Entoderm überzogen werde, besteht also zurecht, auch nach der von mir gegebenen Darstellung, die ja wesentlich von den älteren abweicht. Von Salamandra standen mir keine Embryonen mit Rachenmembran zu Gebote, man wird aber wohl auch dort mit prinzipiell ähnlichen Zuständen rechnen können.

4. Muskeln und Nerven.

Die Entwickelung der Muskulatur der Zunge von Urodelen hängt so innig mit den oben geschilderten Vorgängen der Formentwickelung zusammen, dass aus der Betrachtung der bisherigen Textfiguren schon ohne grosse Schwierigkeit eine Vorstellung über deren Verlauf gewonnen werden kann.

Auf die Einzelheiten der Muskulaturentwickelung, die zu den teilweise komplizierten Apparaten der ausgebildeten Zunge hinführen, wie sie unter anderen von Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern und von Wiedersheim bei erwachsenen Tieren beschrieben sind, soll hier, so weit es möglich und nötig ist, ebenfalls eingegangen werden. Uns interessieren zunächst aber die Hauptmuskelmassen und die Art, wie sie zur Zunge gelangen.

Der Muskel, der bei weitem zuerst Beziehungen zur Zunge gewinnt, ist der Musculus genioglossus. Auf ihn wurde oben schon kurz hingewiesen.

Schon bei einer Larve von 22 mm Länge ist die Anlage dieses Muskels vorhanden. Wenn man bei diesem Tiere (namentlich an Sagittalschnitten ist dies Verhältnis ausserordentlich leicht zu sehen) die Unterkiefergegend durchmustert, dann sieht man dorsal (also gegen die Mundhöhle hin) von dem Ansatz des Musculus geniohyoideus einen nach dem Unterkieferknorpel spitz zulaufenden, nach der Mundhöhlenschleimhaut verbreitert endenden Zellhaufen liegen. Bei genauerem Zusehen bemerkt man, dass die der Mundschleimhaut zugewendete Partie nur aus Zellen besteht, die einigermassen in Reihen angeordnet sind und strahlig von dem Unterkieferknorpel nach der Mundhöhle zu verlaufen. Die Partien, die dem schon deutliche Muskelfasern aufweisenden Musculus geniohyoideus anliegen, zeigen einzelne feine Fäserchen, die aussehen, als strahlten Fasern dieses Hauptmuskels in die Mundschleimhaut aus. Eine Grenze zwischen den zum Kiemenapparat ziehenden und den zum Mundboden gehenden Fasern, ist nicht zu erkennen. Die Anlage des Musculus genioglossus ist hier nur ein Teil des Musculus geniohyoideus; und zwar ein Teil, der nur ganz wenige Fasern besitzt und fast ganz aus Zellen besteht. Diese Thatsache zusammen mit dem Umstand, dass die Ausbildung von wohl charakterisierbaren Muskelfäserchen in der Richtung von

dem Musculus geniohyoideus aus nach dem Mundboden hin zunimmt, wie die Beobachtung älterer Stadien lehrt, lässt wohl keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Anlage des Genioglossus als Abspaltung des Geniohyoideus aufzufassen ist, wie die vergleichende Anatomie ja auch bestätigt hat.

Bald verliert nun diese Muskelanlage den innigen Zusammenhang mit dem Ursprungsmuskel, wie die Textfig. 1 deutlich zeigt. Die Differenzierung der Zellreihen und Haufen geht in der weiteren Entwickelung sehr langsam vor sich, denn die Figur ist einem Stadium von 50 mm Länge entnommen, und immer noch bestehen Teile der Muskelanlage nur aus Zellen, namentlich in dem Abschnitt, der der Mundschleimhaut nahe liegt.

Allmählich breitet sich dieser Muskel, indem die Fasern immer mehr zunehmen, fast unter dem ganzen Drüsenfeld aus, das vor der „primitiven Zunge“, zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegen ist. Davon geben die schematischen Textfigg. (15a—c) eine Vorstellung, wie auch von der weiteren Entwickelung des Muskels, der zunächst durchaus dem Schicksale des Drüsenfeldes folgt, das oben ja genau beschrieben ist. Es ist wohl überflüssig zu erwähnen, dass dieser Muskel natürlich paarig, also auf jeder Seite des Tieres zu beobachten ist; während aber in frühen Stadien, wie namentlich deutlich Querschnitte lehren, eine mittlere, von diesen Muskeln freie Gegend vorhanden ist, kommen später die Muskeln zur Zunge hin konvergierend zusammen, und verflechten sich in der ausgebildeten Zunge so, dass dort auch die Medianebene nicht frei von diesen Fasern ist.

Während das Drüsenfeld allmählich zur Zunge wird, und sich an die primitive Zunge anlegt, ist noch ein Stadium zu erwähnen, das für diesen Muskel bedeutungsvoll ist.

In der Textfigur 5 ist noch, wie oben erwähnt, die vordere Grenze der „primitiven Zunge“ zu sehen, dort hören auch die Fasern des Musculus genioglossus auf, ja viele zeigen gerade

an der Stelle eine Teilung in sekundäre Fäserchen. Zunächst ist ihnen hier Halt geboten. Diese Endigung in dem dort gelegenen Bindegewebsstrang ist von besonderem Interesse, weil hiermit an Verhältnisse angeknüpft werden kann, wie sie beim erwachsenen Tier beobachtet und beschrieben sind (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern [84], Holl [86], Walter [87]). Es scheint angebracht, auf diese Thatsachen hier, weil sie wahrscheinlich von prinzipieller Bedeutung sind, des näheren einzugehen. Zugleich möchte ich bemerken, dass sich die folgenden Beobachtungen auf Salamandra maculosa beziehen, von der in der Litteratur die genauesten Angaben niedergelegt sind.

Beim erwachsenen Tier verhält sich der Genioglossus ganz ähnlich, wie er bis jetzt bei den Larven beschrieben wurde. An der Vereinigungsstelle der beiden Unterkiefer entspringt ein paariger Genioglossus. Die Muskelfasern „beginnen dann ihre fächerförmige Ausstrahlung, und zwar, nachdem dieselben eine Bogenlinie über dem vorderen kleinen Zungenbeinhorn oder dem Basibranchiale zurückgelegt haben, in der Richtung gegen die Zungenschleimhaut und in der ganzen Breite der Zunge" (Prinz Ludwig Ferdinand). Ein Teil der Fasern „strebt dem Sternoglossus entgegen und findet an der Sehnenplatte des Muskels (s. u.) ihre fixen Punkte. Aber nicht nur an dieser, sondern auch an den kleinen Zungenbeinhörnern selbst sind eine Anzahl Bündel angeheftet" .... An diesem Muskel ist „noch eine andere interessante Anordnung hervorzuheben, welche darin besteht, dass die Ausstrahlung des Muskels zwischen den langgestreckten Drüsencylindern der Schleimhaut erfolgt. Fast so weit das Drüsenlager auf die Zunge ausgedehnt ist, begeben sich die einzelnen Muskelzüge zwischen die Drüsen und umschlingen dieselben derart, dass ein sagittal gestelltes Fachwerk zu stande kommt, welches fast zwei Drittel der Höhe der Drüsencylinder umgiebt. Die hinteren Enden dieser sagittal gestellten Muskelplatten gelangen, nachdem sie sich zwischen den Drüsenschläuchen

durchgedrängt haben, gegen die sehnige Lamelle des Musculus sternoglossus, an welcher sie ihre Fixation finden".

Nach der bei Larven gegebenen Schilderung endete im zuletzt beschriebenen Stadium die Fasermasse des Genioglossus zwischen den Drüsenanlagen und im Bindegewebe; es fehlt zur vollständigen Ähnlichkeit mit dem Zustand des erwachsenen Tieres nur noch, dass das Bindegewebe der Sehne des Sternoglossus angehört, und dass der Genioglossus an Knorpelstücken ansetzt. Letzteres habe ich an dem Objekt selber noch nicht beobachten können, aber es macht wohl keine Schwierigkeit, sich nach Analogie mit ähnlichen Vorgängen anderer Muskeln eine Vorstellung davon zu machen, wie einige Muskelfasern an dem Skelett den Ansatzpunkt gewinnen. Über den ersten Punkt können wir nur urteilen, wenn wir näheres über den zweiten Zungenmuskel in Erfahrung gebracht haben.

Der Musculus sternoglossus oder hyoglossus, auf dessen gesamte Ursprungsverhältnisse ich nicht näher einzugehen brauche, da über ihn in der genannten Litteratur sehr genaue Angaben vorliegen, und von dem uns hier doch im wesentlichen nur die Beziehungen zur Zunge selbst interessieren, kommt erst ganz am Schlusse der Zungenentwickelung zur Ausbildung. So lange das Hyobranchialskelett in der für die Larven typischen Form besteht, endet er an den aboralen Seiten der Knorpelstücke und hat auch an dem dicken Schleimhautwulst der primitiven Zunge gar keinen direkten Anteil: sie ist ganz frei von Muskulatur, wie die Zunge der Fische.

Gegenbaur hat auch schon darauf aufmerksam gemacht, dass ganz am Ende der Metamorphose erst Muskeln in die Zunge von hinterher einstrahlen. Das kann ich nach meinen Beobachtungen durchaus bestätigen, die klarlegen, dass dann erst, wenn die definitive Zunge aus den beiden Anteilen gebildet ist, zugleich mit der Umwandlung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern von dort her in die Zunge gelangen. Da mir nun

eine Reihe von älteren Stadien fehlen, um lückenlos die ganze weitere Entwickelung dieses Muskels zu verfolgen, wollen wir zunächst den fertigen Muskel betrachten, um dann zu versuchen, an der Hand der vorliegenden entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ein Bild von seiner Entstehung zu bekommen.

Die Fasern, die als Sterno- oder Hyoglossus in die Zunge gelangen, enden zum grossen Teil an einer Sehnenplatte, die dicht unter der Drüsenschicht der Zunge gelegen ist. An dieser Sehnenplatte setzen zahlreiche Fasern des Genioglossus an, wie oben erwähnt. Nach Holl gehen von dieser Sehnenplatte auch einige Bündel nach vorn und vorn seitlich, um sich mit Fasern des Genioglossus an den Drüsen zu verflechten, wie ich bestätigen kann. Ein anderer Teil von Fasern geht unter dem Zungenbein schleuderförmig nach oben hinten umbiegend zum hinteren Rande der Zunge.

Die Darstellung lässt ersehen, dass im ganzen verhältnismässig wenig Muskelfasern von hinten in die Zunge strahlen. Nach dem, was ich an meinem Material beobachten konnte, muss ich die Entwickelung dieses Muskels so darstellen: Nach der Auflösung des festen Gefüges des Hyobranchialskelettes gelangen Fasern des Sternoglossus in die Zunge und zwar zunächst, da wir sie uns von hinten nach vorn vorwachsend denken müssen, an die Grenzschicht, die die primitive Zunge von jenem Drüsenfelde auch jetzt noch als bindegewebiger Strang trennt. An diesem sich verdichtenden Bindegewebe setzen sich Muskelfasern an und bilden so diesen Strang in die mehrfach erwähnte sehnige Platte um. Damit wäre die Entstehung dieser eigenartigen Sehne und zugleich auch die Thatsache erklärt, dass an dieser Sehne Fasern des Genioglossus ansetzen, der ja mit seinen Fasern an dem trennenden Zellstrang endet (cf. Textfigur 5). In die seitlichen Teile der Zunge wachsen die oben erwähnten schleuderförmigen Züge hinein, um sich mit den dort vorhandenen Genioglossusfasern zu verflechten. Damit wäre

auf plausible Weise das Verhalten des Musculus sternoglossus in der Zunge klargelegt. Allerdings muss ich bemerken, dass ich die einzelnen Vorgänge nicht successive an den Präparaten verfolgen konnte, so dass ich z. B. nicht mit Sicherheit angeben kann, ob der ganze trennende Zellstrang in der sehnigen Platte aufgeht, oder, was mir wahrscheinlicher ist, nur sein mehr dorsal gelegener Abschnitt. Immerhin darf ich doch sagen, dass ich nach meinen Beobachtungen an Salamanderlarven, zu denen noch ähnliche, die ich bei Tritonenlarven gemacht habe, hinzukommen, mich berechtigt glaube, diese Entstehungsweise zu vertreten. Recht gut harmoniert mit meiner Darstellung die Angabe von Holl: „In die Papillen des hinteren Teiles der Zunge hinein treten keine Bündel des Sternohyoideus (respektive Sternoglossus), so dass die Papillen der Zunge in der Mitte des hinteren Anteiles nicht kontraktionsfähig sind, sondern mehr weniger starre Gebilde repräsentieren". Und „Aus dem Angeführten geht hervor, dass der mittlere Anteil des hinteren Feldes der Zunge mit seinen Drüsen und Papillen zur Muskulatur in keiner direkten Beziehung steht, und als sehniger Teil der Zunge dem fleischigen grösseren gegenüber gestellt werden könnte. Die Anordnung der Muskulatur und der sehnigen, bindegewebigen Grundlage der Zunge ist im Zusammenhange mit dem verschiedenen Aussehen der Zungenoberfläche". Dieser muskelarme Teil ist eben der Rest der primitiven Zunge, die darin ihren alten Zustand bewahrt hat, dass sie auch jetzt noch der Muskeln entbehrt, da diese an ihr vorbei ziehen, oder nur an ihrem bindegewebigen Inneren ansetzen.

Ganz wenige Worte wären noch anhangsweise den Nerven zu widmen, über die wir, so weit sie sich auf die Drüsen beziehen, von Gaupp genau unterrichtet sind. In die Zunge tritt der ursprünglich im dritten Schlundbogen liegende N. glossopharyngeus, der allmählich mit der Ausbildung der definitiven Zunge zu den Drüsen und den Sinnesorganen vorwächst,

— als einziger sensibler Ast, der zugleich die Drüsen versorgt. Nervus trigeminus und facialis verteilen sich nur am lateralen Rande des Mundbodens. Für die Muskeln ist natürlich der N. hypoglossus der einzige, der in Betracht kommt, der von hinten her in den Sternoglossus und den Geniohyoideus geht, von dessen vorderem Rande er dann einen dorsal verlaufenden Ast zum Musculus genioglossus schickt. Weitere Einzelheiten habe ich nicht verfolgt.

5. Knorpel.

Betreffs der Verhältnisse des Knorpelskelettes der besprochenen Gegend bei jüngeren Larven sind meine Angaben zum grossen Teil mit den zahlreichen Beschreibungen, wie sie in Handbüchern (Gegenbauer, Wiedersheim etc.) und in Einzeldarstellungen (J. G. Fischer (64), Walter [87]) gegeben sind, in Übereinstimmung.

Tafelfigur 4 und 5 geben die Ansicht eines Unterkiefers und des Hyobranchialskeletts einer Larve von Salamandra maculata von ca. 29 mm Länge, die aber ganz kurz vor der Geburt stand, ventral und dorsal gesehen nach einer Plattenrekonstruktion.

Bemerkenswert scheint hier das Verhalten der Copula. An diese treten vorn seitlich die beiden ganz kurzen Hypohyalia, an ihre dorsale Seite die Hypobranchialia des vierten Visceralknorpels heran, während die des dritten Visceralknorpels an die ventrale Seite herankommen, da wo der sogenannte Zungenbeinstiel (Fischer) von der Copula entspringt.

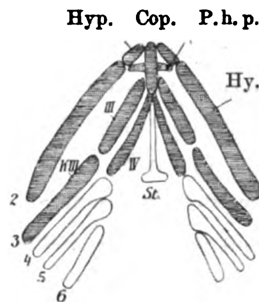
Dadurch ist die Copula von hinten etwas ausgehöhlt und nimmt in dieser Vertiefung Teile der hypobranchialen Muskulatur auf, wie man es an Sagittalschnitten von Larven oft beobachten kann. Während das Hypohyale jederseits recht kurz ist, sind die Hypobranchialia der dritten und vierten Vis-

ceralbogenknorpel sehr lang. An diese setzen sich dann die Keratobranchialia an. Das Keratobranchiale des vierten Bogens hat beim Ansatz an das Hypobranchiale eine starke Verdickung, an die sich das Keratobranchiale V anlegt, das ebenso wie das sechste kein isoliertes Hypobranchiale besitzt. Die Verhältnisse bei Salamandra sind ausserordentlich ähnlich denen von Triton, wie ich mich an einer Rekonstruktion überzeugt habe, nur das aborale Ende des Basibranchiale, das bei Salamandra deutlich zwei seitliche Zipfel zeigt, ist bei Triton mehr keulenförmig abgerundet. So hält sich der Zustand des Visceralknorpelskelettes ausserordentlich lange, eben bis zur Metamorphose.

Ein Skelett von einer Salamanderlarve von 50 mm Länge scheint mir recht bemerkenswert. Dies ist in der Rekonstruktion in Tafelfigur 6 wiedergegeben. Der Unterkieferknorpel ist fortgelassen; man sieht zur Copula die zweiten, dritten und vierten Visceralbogen in derselben Gliederung wie im vorigen Bilde ziehen. Ausserdem ist aber auf der linken Seite auch noch ein kleines spitzes, aus hyalinem Knorpel bestehendes Gebilde zu bemerken, das in der Richtung zur Copula hin verläuft, ohne sie allerdings völlig zu erreichen; diese Spange gehört dem fünften Visceralknorpel an und ist von dem hinteren kiementragenden Teil deutlich abgegliedert.

Da, wo oralwärts der hyaline Knorpel aufhört, ist noch auf eine kleine Strecke hin ein Bindegewebszug nach vorn zu verfolgen, aber nicht bis ganz zur Copula hin. Auf der rechten Seite ist nichts davon zu sehen, selbst nicht ein Bindegewebszug, der dieselbe Bedeutung haben könnte, wie dieser linke kleine Knorpel, der zweifellos als rudimentäres Hypobranchiale (des fünften Bogen) aufzufassen ist. Ob derartige rudimentäre Knorpel öfter vorkommen, konnte ich weder bei meinem zu derartiger Entscheidung natürlich geringen Material feststellen, noch nach ähnlichen Befunden der Litteratur schliessen. Jedenfalls ist das ein Vorkommnis, das auf primitivere Verhält-

nisse hinweist, als wir sie sonst bei den Urodelen zu finden gewohnt sind. Besonders interessant wird diese hier wahrscheinlich als Varietät zu deutende Bildung dadurch, dass nach den Untersuchungen von J. G. Fischer bei Perennibranchiaten zuweilen ebenfalls rudimentäre Hypobranchialia gerade an dieser Stelle zu finden sind. Am deutlichsten zeigt ein solches Knorpelstückchen, das von Fischer als Ventralsegment bezeichnet wird, seine Abbildung von Menopoma (junges Tier). Aber auch Amphiuma und Menobranchus haben im ausgebildeten Zustand



Textfigur 10.

Schematische Zeichnung der Umwandlung des Hyobranchialskeletts in den bleibenden Zungenbeinapparat bei Salamandra. Die arabischen Zahlen bezeichnen die Visceralbogen. Die schraffierten Teile bleiben bestehen, die leer gelassenen gehen zu Grunde, die punktierten bilden sich neu. Hyp. Hypohyale (Proc. hyoideus ant.), P. h. p. Processus hyoideus posterior, Hy. Keratohyale, III Hypobranchiale III, IV Hypobranchiale IV, K. III Keratobranchiale III, St. Zungenbeinstiel (aboraler Fortsatz des Basibranchiale), Cop. Copula.

Vergrösserung ca. 1 : 6.

derartige entsprechende Teile. Fischer sagt auch, dass dieses Knorpelstückchen an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogens angeheftet ist; dafür finde ich bei meinem Exemplar auch ein Analogon, indem vom dorsolateralen Rande, nahe an der Spitze des besagten Knorpels sich wenige dünne Bindegewebsbündel an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogen heranbegeben.

Die Ausbildung dieses Skelettes zu dem bleibenden Zungenbein hat uns nun namentlich noch in seinem vorderen Teile zu beschäftigen.

Zunächst sei kurz zusammengestellt, was von dem Skelett der Salamanderlarve beim erwachsenen Tiere erhalten bleibt. Der grösste Teil der Copula bleibt bestehen, nur seine stielförmige aborale Fortsetzung bildet sich fast vollständig zurück. Die Hypohyalia und die Keratohyalia bleiben bestehen, verlieren aber insofern ihren Zusammenhang, als das Hypohyale mit der Copula verbunden bleibt, während das Keratohyale sich von jenem ablöst. Die Hypobranchialia des dritten und vierten Bogens bleiben erhalten, ebenfalls das Keratohyale III, an dessen verbreitertes mediales Ende sich das Hypobranchiale IV anlegt. Die Keratobranchialia IV, V, VI bilden sich zurück. Bei Salamandra sind nun am oralen Ende des Zungenbeines des ausgewachsenen Tieres kleine Knorpelstückchen beschrieben, auf die wir noch unser Augenmerk zu richten haben. An der dorsalen Seite der Copula liegen je zwei seitliche ganz feine Knorpelstäbchen, die entfernt von einander medial entspringen und lateral hin konvergieren, sodass ihre freien Enden dicht aneinander stossen. Beide ragen in die Zunge hinein und bei der Besprechung der Muskulatur wurde schon erwähnt, dass Zungenmuskelfasern an ihnen inserieren. Der oral gelegene Knorpelstab wird Processus hyoideus anterior, der aborale Processus hyoideus posterior genannt. Über ihre Entstehung weichen die Angaben der Litteratur von einander ab. Gegenbaur macht darüber keine positiven Angaben. Walter bezeichnet diese beiden Knorpelstäbchen als Hypohyalia.

Wir sahen, bei der Larve besteht ein Hypohyale auf jeder Seite, woher sollen nun plötzlich zwei auftreten? Eine Teilung, die an sich schon unwahrscheinlich ist, findet nicht statt. Vielmehr habe ich durch sorgfältiges Studium bei älteren Larven feststellen können, dass der Processus hyoideus anterior das etwas verlagerte Hypohyale ist. Es ist wohl denkbar, dass dieses Knorpelstückchen, das locker mit dem Kera-

tohyale verbunden ist, durch den Muskelzug frontal gestellt wird und seine Verbindung mit jenem seitlichen Knorpel aufgiebt, während es mit der Copula dauernd verbunden bleibt. Bei fast ausgebildeten Tieren habe ich immer noch einen bindegewebigen Zusammenhang mit dem Keratohyale konstatieren können, der bei älteren undeutlicher wird, aber wohl nie ganz schwindet. Nun bliebe noch der Processus hyoideus posterior. Für diesen ist beim Hyobranchialskelett offenbar kein Material vorhanden, denn ich sehe bei einer Larve von Salamandra atra und maculata an der dorsalen Seite der Copula je ein kleines Knorpelstückchen entstehen, das ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Ansatz des Hypohyale und des Hypobranchiale des dritten Bogens mit der Copula eng durch Bindegewebe vereint ist. Der Gedanke, dass dies Knorpelchen etwa ein abgelöstes Stück dieses Hypobranchiale sein könnte, ist wohl deswegen schon von der Hand zu weisen, weil jenes ja an der ventralen Seite der Copula inseriert, wie wir oben gezeigt haben. Es bleibt also nichts anderes über, als anzunehmen, dass wir es hier mit einem neu aufgetretenen Knorpel zu thun haben, der dann erst sich bildet, wenn die Zunge fertig ist. Ob wir hier Anklänge an niedere Formen vor uns haben, ist recht ungewiss; ich habe keine derartigen Beziehungen finden können.

Wenn das Knorpelstück phylogenetische Bedeutung hat, dann müsste es, nachdem es lange verloren war, hier neu wieder auftreten, um sich in den Dienst des neuen Organes — der Zunge zu stellen. Dann hätten wir einen prinzipiell wichtigen Vorgang vor uns, der für die Zungenentwickelung überhaupt von nicht zu unterschätzender Bedeutung wäre. Vorläufig können wir wohl nicht viel mehr thun, als diese an sich auffallende Thatsache zu registrieren, deren Deutung uns vielleicht eine genauere Kenntnis der Ontogenie niederer Formen verschaffen kann.

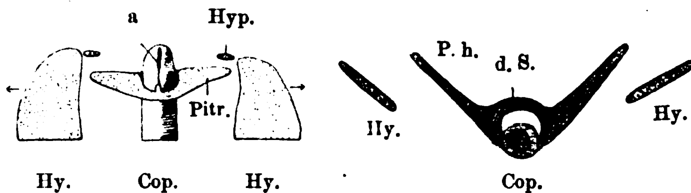
Noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei Triton.

Zunächst wollen wir auch hier den Zustand des erwachsenen Tieres betrachten. Die Litteraturangaben scheinen darüber einig zu sein, dass Triton nur je einen derartigen kleinen in die Zunge hineinragenden Fortsatz hat. Das ist aber nicht richtig, wie ich mich an einem Triton überzeugen konnte, dessen Mundboden in toto in Querschnittserien zerlegt wurde.

Ich finde nämlich bei diesem Exemplar ein ganz minimales, hyaline Knorpelsubstanz enthaltendes Stückchen oralwärts und etwas ventral von dem wohl entwickelten anderen Processus hyoideus der Litteratur. Es liegt dort fast ganz isoliert, ohne deutliche Verbindung mit der Copula — ist dagegen durch einen bindegewebigen Strang mit dem medialen Ende des Keratohyale vereint. Dadurch ist ganz unzweifelhaft erwiesen, dass wir hier das sehr rudimentär gewordene Hypohyale vor uns haben, das anders wie bei Salamandra die Verbindung mit der Copula verloren hat, die mit dem Keratohyale dagegen noch erkennen lässt. Wir dürfen allerdings dieses Knorpelstück nicht Processus hyoideus anterior nennen, denn es ist eben kein Fortsatz des Zungenbeines, wenn es auch diesem Gebilde bei Salamandra vollkommen entspricht. Wir bezeichnen es wohl am zweckmässigsten als Hypohyale, wie der Processus hyoideus anterior von Salamandra wohl auch am besten genannt werden dürfte. Am Ende der Metamorphose haben alle Tritonen wirklich einen Processus hyoideus anterior, wie ich mich an mehreren Rekonstruktionen überzeugen konnte (cf. auch Tafelfigur 7), der noch mit der Copula zusammenhängt, während er die Beziehung mit dem Keratohyale nur durch einen Bindegewebsstrang aufrecht hält.

An ganz ähnlicher Stelle der dorsalen Seite der Copula sehen wir nun den eigentlichen Processus hyoideus (posterior) bei dem erwachsenen Triton entspringen. Aber er hat eigentümliche Besonderheiten bezüglich seines Ursprunges aufzu-

weisen. Er entspringt nämlich jederseits mit zwei Wurzeln. Die ventrale Wurzel entspringt lateral jederseits an der Copula, die dorsalen Wurzeln entspringen von einem kleinen medianen, dorsal von der Copula isoliert liegenden Knorpelstückchen, sodass dort die beiden Processus eine Knorpelspange vereinigt. Die Textfiguren 11 und 12, die etwas schematisiert eine dorsale Ansicht des oberen Endes des Zungenbeinapparates und einen Querschnitt des Processus hyoideus zeigen, werden das eben Gesagte wohl veranschaulichen. Die Copula, die schon verknöchert ist, ist in 12 kreisrund; mit ihr sind bindegewebig die ventralen



Textfigur 11.

Schematische Zeichnung des oralen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), von der dorsalen Seite her vergrössert wiedergegeben; (zur Demonstration der dorsalen Knorpelspange, die die betreffenden Wurzeln der Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) verbindet und des kleinen isoliert liegenden, im Text beschriebenen Knorpelstückchen a.) Hy. die Keratohyalia, Hyp. Reste der Hypohyalia. Cop. Copula. Die Pfeile deuten ungefähr die Stelle an, wo der danebenstehende Querschnitt geführt ist.

Textfigur 12.

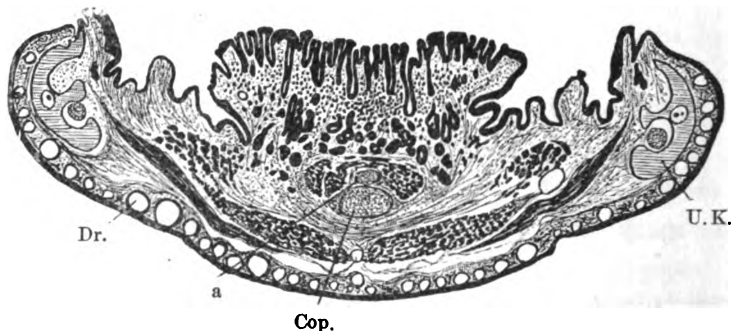
Querschnitt des nebenstehenden oberen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), etwas schematisch. Sehr deutlich sind hier die beiden Wurzeln der Processus hyoidei. Die ventrale ist bindegewebig mit der Copula verbunden, die dorsalen sind durch eine Spange vereint (d. S.). Hy. Keratohyalia. Der Knochen ist schraffiert. Die übrige Masse ist hyaliner Knorpel.

Vergrösserung ca. 1 : 15.

Wurzeln der Processus verbunden, während ihre dorsalen Wurzeln die oben liegende einheitliche Knorpelspange liefern.

Oben wurde erwähnt, dass diese dorsalen Wurzeln von einem medianen Knorpelstückchen entspringen; das ist insofern richtig, als von der medianen Stelle der Knorpelspange noch in der Serie ein fast 0,5 mm langes, rundes Knorpelstäbchen zu verfolgen ist, das oralwärts reicht und auch vollkommen isoliert von der Copula liegt. Dies setzt sich weiter oralwärts

in einen bindegewebigen Strang fort, der nach kurzer Zeit wieder in ein Knorpelstückchen übergeht, das bis an das vordere Ende der Copula reicht (cf. Textfigur 11). Dieses orale Knorpelstückchen ist in der Textfigur 13, die uns zugleich ein Bild von der ganzen Tritonenzunge giebt, und zur Ergänzung der oben gegebenen Abbildungen dient, dorsal von der Copula gut zu sehen. Ältere Larven zeigen nun, was beim erwachsenen Tier nicht mehr deutlich ist, dass die erwähnte dorsale Spange einen medianen unpaaren Knorpelkern enthält, der sich ursprüng-



Textfigur 13.

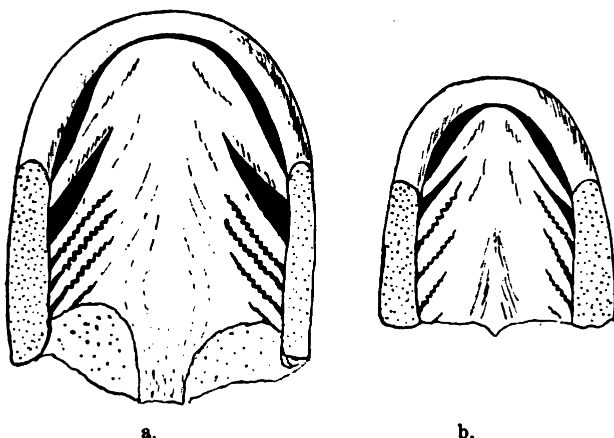
Querschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit der Zunge von Triton cristatus, zur Demonstration der Verteilung von Drüsen und Muskeln in der Zunge. Über der Copula (Cop.) liegt ein kleiner Knorpelquerschnitt, der dem in der Textfigur 11 mit a bezeichneten Stückchen entspricht. Neben ihm die an der Copula endenden Branchialmuskeln. Zwischen den Drüsen sind zahlreiche quer getroffene Muskelfasern. U. K. Unterkiefer. In der Haut sind zahlreiche Drüsen (Dr.).

Vergrösserung 1 : 19.

lich isoliert anlegt, und mit dem die dorsalen Wurzeln des Processus hyoideus erst sekundär verschmelzen (cf. Tafelfigur 7). Für die dorsalen Knorpelstäbchen, wie für die Processus hyoidei müssen wir wieder bemerken, dass hier das Gleiche gilt, wie für die Processus posteriores von Salamandra: es sind ganz am Ende der Larvenperiode neu auftretende Bildungen, deren Bedeutung unklar ist, die aber auch hier Beziehungen zur Zunge haben. Später werden wir, nach Kenntnis der Zungenentwickelung in der ganzen Wirbeltierreihe, auch darauf noch zurückzukommen haben.

B. Perennibranchiaten.

Im Anschluss an die Urodelen empfiehlt es sich, jetzt erst die Perennibranchiaten zu besprechen. Es standen mir eine Anzahl von älteren Larven und ausgewachsenen Tieren vom Axolotl zur Verfügung, die entweder makroskopisch präpariert oder auch in Serien zwecks mikroskopischer Untersuchung zerlegt wurden. Es ist nicht erforderlich, die einzelnen unter-



Textfigur 14.

a) Ansicht des Mundbodens eines jungen Siredon pisciformis. Hinter dem Unterkiefer die Zunge als Schleimhautüberzug der Copula des Hyobranchialskelettes. Vergrösserung 1 : 2.

b) Ansicht des Muskelbodens einer jungen Tritonlarve, die primitive Zunge gut ausgebildet zeigend. Die Ähnlichkeit beider Bilder ist in die Augen springend.

Vergrösserung 1 : 6.

suchten Stadien ausführlich zu besprechen, da sie im wesentlichen dasselbe Resultat geben.

Die jüngste untersuchte Larve war 9,5 cm lang. Das Tier ist im Besitz einer Zunge, die vollkommen so gestaltet ist, wie die primäre Zunge der Urodelenlarven, also Fischzungencharaktere zeigt. Sie besteht aus der Copula des Kiemenapparates, die von Schleimhaut überzogen ist. An diese Copula treten die einzelnen

Visceralbogen in bekannter Weise heran, sodass also, abgesehen von der Grösse, kein ersichtlicher Unterschied zwischen der Urodelenlarvenzunge und der Perennibranchiatenzunge vorhanden ist; das wird auch klar an den gegenübergestellten Abbildungen der Zunge der genannten Tiere (Textfigur 14).

Beim Vergleich der weiteren Axolotllarven ergiebt sich, dass alle genau die ähnliche Zunge besitzen, und dass auch die des erwachsenen Tieres sich prinzipiell durchaus nicht von der soeben geschilderten Form unterscheidet. Wir können also sagen: dem Äusseren nach unterscheidet sich die Perennibranchiatenzunge sowohl bei Larven als auch beim ausgebildeten Tiere nicht von der primitiven Zunge der Urodelenlarven.

Es fragt sich nun aber: sind bei der genaueren Untersuchung auf Schnitten etc. nicht doch noch Unterschiede vorhanden? Auf die Entwickelung des Kiemenskeletts des näheren einzugehen ist hier nicht am Platze. Wir besitzen darüber sehr sorgfältige und genaue Angaben (Fischer) und ausserdem ist das mir zu Gebote stehende Material an Entwickelungsstufen nicht so reichhaltig und lückenlos, dass ich eine vollkommene Untersuchung anstellen konnte.

Was die Muskeln anbelangt, so ist weder bei den untersuchten Larven noch beim ausgewachsenen Tiere zu konstatieren, dass vom Zungenbein irgend welche Muskelfasern in die Zunge einstrahlen — also genau dasselbe Verhalten wie bei der primitiven Zunge der Urodelenlarven: ein Musculus hyoglossus existiert nicht. Die nächste Frage wäre nun nach dem Genioglossus. Bei den Urodelenlarven hat dieser Muskel durchaus keine Beziehung zur primitiven Zunge, sondern er breitet sich in dem Mundbodengebiet aus, das zwischen der primären Zunge und dem Unterkieferbogen liegt.

Genau so ist das Verhalten bei dem Axolotl — bei den Larven und bei dem erwachsenen Tier —; die Fasern des, soweit ich sehen konnte, ebenso wie bei den Urodelen sich ent-

wickelnden Muskels gehen zu dem bestimmten Gebiet des Mundbodens, einige allerdings auch zum Zungenbein, jedenfalls strahlt keiner in die Zunge ein (cf. auch Fischer). Der Genioglossus verdient hier seinen Namen nicht, denn er ist kein Zungenmuskel, sondern ein Mundbodenmuskel.

Drüsen besitzt die Zunge des Axolotl ebenso wenig, wie die primitive Zunge der Urodelenlarven.

Danach wäre also in der That die Ähnlichkeit der Urodelenlarvenzunge mit der der Perennibranchiaten (Axolotl) eine vollkommene. Wir haben nur noch unser Augenmerk auf die Drüsen zu richten, die bei den Urodelenlarven in der zwischen primärer Zunge und Unterkiefer gelegenen Region schon frühzeitig zu finden sind. Derartige deutlich tubulöse Drüsenschläuche, wie sie dort sehr zahlreich zu finden sind, habe ich beim Axolotl weder an den Larven noch am erwachsenen Tier finden können. Diese Thatsache ist überraschend, da sonst die Ähnlichkeit des Mundbodens der Urodelenlarven mit dem des Axolotl so überaus gross ist.

Nun liegen allerdings nach den Angaben von Pestalozzi (78), die ich für das ausgewachsene Tier bestätigen kann, am vorderen Rande des Mundbodens, am Unterkieferwinkel, papillenartige Bildungen, zwischen denen sich Krypten befinden. Wahre Drüsen können das kaum sein, da sich ihr Epithel genau so verhält, wie das des übrigen Mundbodens. Immerhin haben sie als einzige Bildungen, die wenigstens Ähnlichkeiten mit Drüsen zeigen, Beachtung zu beanspruchen, zumal da diese Krypten in der Medianebene des Mundbodens liegen und sich von da aus auf beiden Seiten etwas nach hinten eine Strecke weit verfolgen lassen. So nehmen diese papillen- und leistenartigen Erhebungen mit den zwischen ihnen liegenden Vertiefungen ein hufeisenförmiges Gebiet des Mundbodens ein, das die offene Seite des Hufeisens nach der primitiven Zunge hin kehrt.

Diese Bildungen habe ich der Form und Lage nach sehr schön an einem fast ausgewachsenen Exemplar vom Axolotl auf einer Querschnittserie des Unterkiefers mit Mundboden beobachten können. Krypten muss man die Vertiefung wohl nennen, da sie ganz niedrig und kaum so tief in die Schleimhaut des Mundbodens eingelassen sind, wie die Dicke des Epithels beträgt; man könnte sie wohl mit den ersten Anlagen von Drüsen vergleichen, da sie bei ihrem allerersten Auftreten auch kein Lumen haben. Von dem Gesichtspunkt aus betrachtet, gewinnen diese an sich recht unbedeutenden Bildungen, die sich topographisch ähnlich wie die ersten Anlagen der Drüsen auf dem Drüsenfelde der Urodelenlarven verhalten, doch einiges Interesse. Sie unterscheiden sich von den Bildungen jener Larven dadurch, dass sie sich nicht wie jene weiter ausbreiten und entwickeln, sondern als niedere Krypten bestehen bleiben, zweitens, dass sie nicht von dem Unterkieferrande durch eine tiefe Falte abgegrenzt sind, und drittens, dass sie mehr leistenartige Epitheleinsenkungen darstellen, nicht so ausgesprochene schlauchförmige Gebilde wie bei Salamandra. Trotz alledem wird sich jedem Beobachter der Vergleich mit den Zuständen der Urodelenlarven aufdrängen. Dazu kommt schliesslich noch, ein gewiss nicht unwichtiger Punkt, dass zu den kryptenartigen Formationen auch genau so wie zu dem Drüsenfelde von Salamandra etc. Portionen des Musculus genioglossus hintreten, die einzelne Fasern in die Leisten und Papillen jener Gegend einstrahlen lassen. Wenn wir nun meinten, wir hätten es bei beiden Klassen der Amphibien mit analogen Bildungen zu thun, dann wären weiterhin zwei Umstände zu bedenken. Es existiert die zuerst wohl von Boas ausgesprochene Hypothese, dass die Perennibranchiaten ein Beispiel für die in der Tierwelt weit verbreitete Neotenie wären und dass sie als geschlechtsreif gewordene Urodelenlarven anzusehen sind. Nehmen wir dies einmal als zu Recht bestehend an, dann könnten wir in

dem Falle, dass wir beim Axolotl wirklich Drüsenanlagen oder drüsenähnliche Gebilde hinter dem Unterkiefer haben, sagen: der Axolotl ist eine Larve von einem Urodel, die zu der Zeit aufgehört hat, sich progressiv weiter zu entwickeln, als die Larven eben die Anlagen von Drüsen auf dem vor der primitiven Zunge gelegenen Gebiete erhielten. Dann hätten sich diese Anlagen nicht weiter ausgebildet, sondern wären ebenso wie die Entwickelung des ganzen Tieres auf dem Larvenzustand stehen geblieben. Wie bei Salamander- und Tritonlarven diese Drüsen sich erst kurz vor dem Ende der Metamorphose anlegen, so treten sie beim Axolotl auch erst bei fast ausgewachsenen Tieren auf, denn ich habe eine allerdings nicht ganz vollständige Reihe von jüngeren Siredonlarven vergeblich auf diese Drüsen oder Krypten hin durchforscht.

Somit hätten wir ein Mittel gefunden, die Zeit zu bestimmen, zu welcher Urodelenlarven sich zu Perennibranchiaten umzuwandeln begannen: dann, wenn die ersten Drüsenanlagen deutlich werden.

Betrachten wir dagegen die Perennibranchiaten als Vorläufer der übrigen Urodelen, so dürften wir wohl auch jene Krypten als Vorläufer der Drüsen des Drüsenfeldes der Urodelen ansehen. Funktionell können die Krypten wohl mit Drüsen verglichen werden, denn die dort vergrösserte Schleimhautoberfläche wird doch auch nach Drüsenart mehr als die übrige Mundschleimhaut secernieren, aber nicht, wie wir das bei den Drüsen der übrigen höheren Urodelen nach der anderen Beschaffenheit der Zellen wohl mit Sicherheit annehmen dürfen, ein chemisch anders beschaffenes Sekret als die anderen Teile der Mundschleimhaut liefern.

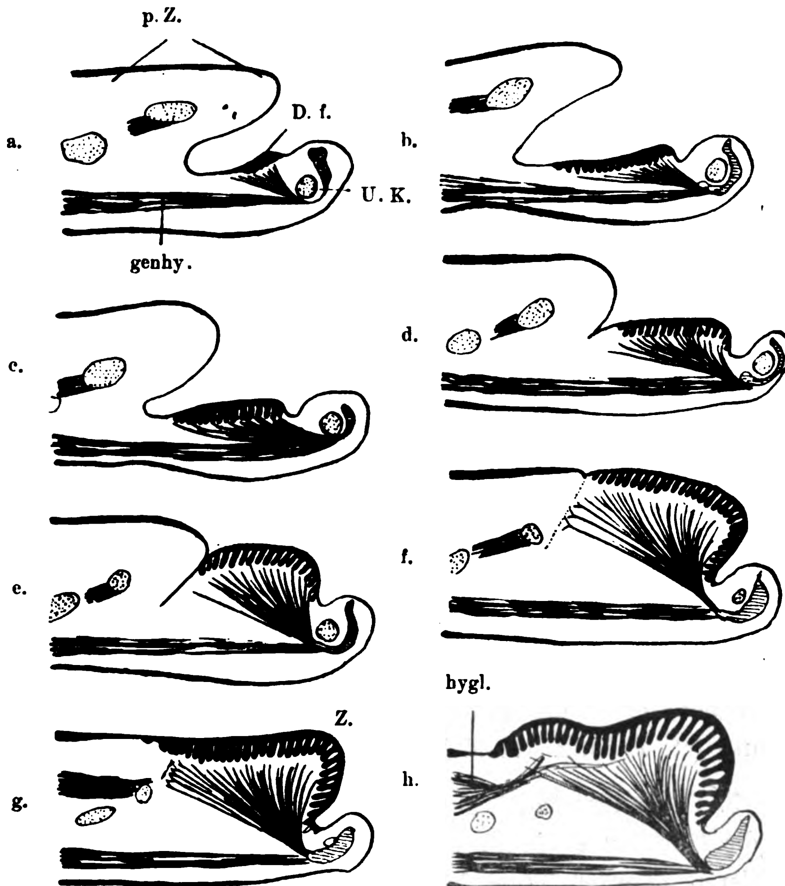
Dann müssten die veränderten Lebensbedingungen, unter denen sich die mehr (zum Teil ausschliesslich) auf dem Lande lebenden höheren Urodelen befinden, eine gewaltige Ausbildung und Umgestaltung der Drüsen, die später sogar Zungendrüsen

werden, herbeigeführt haben, denn hinsichtlich der Zunge unterscheiden sich die Perennibranchiaten sehr wesentlich von den übrigen Urodelen. Beweise für die eine oder die andere Theorie der Stellung der Perennibranchiaten im System bringt die Betrachtung der Zunge und deren Entwickelung natürlich nicht, man wird sie auch von diesem einen Organ kaum erwarten dürfen; die vorstehenden Erörterungen haben vielmehr nur den einen Zweck, die beobachteten Thatsachen im Hinblick auf jene Theorien zu besprechen. Nur dann hätten wir bei der Zungenentwickelung der Perennibranchiaten einen brauchbaren Beweis für die Theorie der Neotenie finden können, wenn wir bei ihren Larven deutliche Drüsenanlagen in ebenso grosser Anzahl, wie bei den Urodelenlarven gefunden hätten, die während der weiteren Ausbildung und dem weiteren Wachstum sich wieder zurückbilden; dann könnten wir sagen: die Perennibranchiatenlarven entsprechen zu dieser Zeit genau den Urodelenlarven, aber sie bilden die Organe (Zungendrüsen), die sie während ihres künftigen Lebens nicht brauchen, wieder zurück. Davon habe ich aber bei dem allerdings nicht ganz vollständigen Material nichts finden können.

Zusammenfassung und Vergleichung.

An der Hand der schematischen Bilder der Textfig. 15 a—h geben wir zunächst die Entstehung der Form der Urodelenzungen.

1. In der ganzen ersten Zeit des Larvenlebens (vom Ausschlüpfen der Larven an) besitzen diese Tiere an dem Mundboden einen mit Schleimhaut bezogenen Wulst, in dem die oralen Teile des Hyobranchialskelettes mit ihrer Copula liegen. Dieser Wulst, der als primitive Zunge bezeichnet wurde, füllt fast den ganzen zur Verfügung stehenden Raum aus; er hat durchaus Ähnlichkeit mit der Fischzunge, zumal weder Muskeln



Textfigur 15.

Schematische Darstellung der Entwickelung der Zunge mit ihren Drüsen und Muskeln von Salamandra maculata in acht verschiedenen Stadien an Sagittalschnitten durch den vorderen Teil des Mundbodens.

a) p Z. primitive Zunge mit Knorpeln des Visceralskelettes. U. K. Unterkiefer D. f. das Drüsen bildende und später tragende Feld zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer am Anfange der Entwickelung. genhy. Musculus geniohyoideus. (Die Bezeichnungen sind bei den folgenden Stadien b bis h fortgelassen, weil die Teile alle wohl leicht kenntlich sind). Zu diesem Felde strahlt der Musculus genioglossus aus.

b) Grössere Ausdehnung des Drüsen tragenden Feldes, das schon fast bis zur Anheftungsstelle der primitiven Zunge hinreicht; absolute Vergrösserung dieses Feldes, was an der Entfernung des Unterkiefers von der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge“ leicht ersichtlich ist.

c) Beginnende Erhebung des Drüsenfeldes Die primitive Zunge hat eine vorn unten abgerundete Gestalt. Stärkere Entwickelung des Musculus genioglossus.

d) Weitere Erhebung des Drüsenfeldes und beginnende Anlagerung an die primitive Zunge.

e) Fast vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge, deren vordere Grenze noch durch einen Strich bezeichnet ist. Die Erhebung des Drüsenfeldes ist in allen Figuren etwas stärker gezeichnet als es dem naturgemässen Vorgang entspricht (cf. Text).

f) Vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge und starke Entwickelung des Musculus genioglossus. Die punktierte Linie bezeichnet noch die Verwachsungsstelle, die auch durch eine kleine Einzeichnung an dem Epithel kenntlich ist

g) Überwuchern der Zungendrüsen nach hinten neben das ursprüngliche Gebiet der primitiven Zunge, deren vordere Grenze nun in der Figur fast vollkommen verwischt ist. Beginn der Einstrahlung der Muskelfasern des Musculus hyoglossus.

h) Fertige Zunge, an der sich nun auch die hintere Grenze durch eine kleine Furche gebildet hat. Hygl. M. hyoglossus.

Die übrige Erklärung siehe im Text.

noch Drüsen in dem skelettfreien Teil des Organes vorhanden sind. Auf der ganzen Oberfläche liegen zahlreiche knospenförmige Sinnesorgane.

2. Unter der freien Spitze dieser primitiven Zunge tritt (bei ca. 45 mm langen Salamanderlarven z. B.) in dem ganzen Gebiet, das von der angewachsenen Basis der primitiven Zunge bis zum Unterkiefer reicht, eine allmählich sich ausbreitende Epithelverdickung auf (a), die bald durch eine deutliche Furche von dem Unterkieferrande abgetrennt ist (b).

3. In diesem Felde legen sich Drüsen an, die, den Raum an der Basis der primitiven Zunge freilassend, ihren lateralen Rand umgreifen und so einen hufeisenförmigen Bezirk füllen, dessen konvexe Seite nach dem Unterkiefer hin gewendet ist.

4. Während zunächst die primitive Zunge das Drüsenfeld fast vollständig bedeckt, tritt es in späteren Stadien vor der primitiven Zunge hervor, sodass man es von der dorsalen Ansicht her, ohne die primitive Zunge aufzuheben, überblicken kann. (cf. Tafelfig. 1 und Textfig. 15c).

5. Das Drüsenfeld beginnt nun dorsalwärts ziemlich schnell in die Höhe zu wachsen, und legt sich dabei succesive an den vorderen, dadurch immer kürzer werdenden Rand der primitiven Zunge an, mit dem es vollständig verschmilzt, bis es endlich das Niveau jener Zunge erreicht hat. Während dessen vermehren sich die Drüsenanlagen, namentlich auch nach vorn hin. Als Trennungslinie zwischen der primitiven Zunge und jenem emporgehobenen Drüsenfeld bleibt ein deutlicher Zellstrang bestehen, der in den Textfiguren dann als punktierte Linie markiert ist (d. e. f.).

6. Noch immer hat das Drüsenfeld die aboral konkave Ausbuchtung, in die sich die Spitze der verschmolzenen primitiven Zunge hineingelegt hat.

Diese Spitze ist weiterhin sogar bei der ausgewachsenen Zunge zu finden, indem bei dieser sich am hinteren Rande ein kleiner Bezirk kenntlich macht, der keine Drüsen, wie sie die Hauptmasse der definitiven Zunge bekleiden, sondern nur mit Mundschleimhaut ausgekleidete Krypten besitzt.

7. Nachdem so das Material für die definitive Zunge zusammengetreten ist, wächst diese Bildung über den festgewachsenen Rand nach allen Richtungen vom Mittelpunkt der Zunge an radiär hinaus, sodass die freien, unterminierten Ränder der fertigen Zunge entstehen, auf denen die Papillen und Drüsen in radiären Reihen angeordnet sind. Der Rand der Zunge ist am wenigsten frei am hinteren medianen Teil, da wo ursprünglich die primitive Zunge lag.

8. Hand in Hand mit der Ausbildung und Umgestaltung des Drüsenfeldes geht die Entwickelung des Musculus genioglossus, der als Abspaltung vom Geniohyoideus zuerst seine Fasern in den Bezirk zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer jederseits, also zum ursprünglichen Mundhöhlenboden hin sendet. Allmählich kommen seine Fasern zwischen die sich dort entwickelnden Drüsenschläuche zu liegen und strahlen endlich in die Zunge aus, wenn dieses Drüsenfeld in der geschilderten Weise zur definitiven Zungenbildung Verwendung gefunden hat.

9. Der Genioglossus behält auch in der ausgebildeten Zunge seine Beziehungen zu dem ursprünglichen Drüsenfelde bei, indem er nicht in das Gebiet der primitiven Zunge hineinstrahlt, sondern sich an eine sehnige Platte des Musculus hyoglossus ansetzt.

10. Diese sehnige Platte dieses letztgenannten Muskels ist der umgewandelte Zellstrang, der am Ende der Zungenausbildung als Grenze, die die primitive Zunge von dem angegelagerten Drüsenfeld trennt, angegeben wurde. Zu diesem bindegewebigen Strange wachsen am Schluss der Metamorphose

während der Umbildung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern hin, die bis dahin an den aboralen Teilen dieses Skelettes ihren Fixationspunkt hatten. Einige der Fasern wachsen auch in die seitlichen Teile der Zunge hinein, um schleuderförmig in den hinteren Rand jederseits einzustrahlen; so entsteht am Schluss der Metamorphose der Musculus sternoglossus mit seinen verschiedenen Portionen.

Die Zustände der fertigen Zunge lassen also bei aufmerksamer Betrachtung noch manche Anklänge an ihre Entstehung erkennen.

11. Die Lage der Rachenmembran bei jungen Larven lässt mit Sicherheit bestimmen, dass das Entoderm die epitheliale Bekleidung der ganzen Zunge der Urodelen hergiebt.

12. Das Hyobranchialskelett liefert das Zungenbein der ausgewachsenen Tiere. Jenes mag nach den Textangaben als bekannt vorausgesetzt werden; die Copula bleibt erhalten, nur der aborale Fortsatz bildet sich zurück. Die Keratohyalia bleiben bestehen, verändern aber ihre Gestalt, indem sie platt, spatelförmig werden. Sie geben die Verbindung mit den Hypohyalia auf, welch letztere bei Salamandra zu den Processus hyoidei (anteriores) werden, die der Copula anliegen. Bei Triton gehen die Hypohyalia bis auf kleine isoliert liegende Knorpelstückchen zurück. Die Hypobranchialia der dritten und vierten Bogen bleiben bestehen, ebenso das mediale stark verdickte Keratobranchiale III, an das sich das Hypobranchiale IV anlegt, während die Keratobranchialia IV, V, VI zu Grunde gehen. Vorübergehend kann bei den Larven ein Hypobranchiale V vorhanden sein. Neu auftreten bei Salamandra am Ende der Larvenperiode die Processus hyoidei posteriores; bei Triton die entsprechenden Processus hyoidei, die durch eine ebenfalls neu auftretende dorsale Knorpelspange zusammenhängen. Von dieser Spange erstreckt sich oralwärts ein knorpelhaltiger Strang soweit

nach vorn, wie die Copula reicht. In der Textfig. 10 sind in dem Hyobranchialskelett die bestehenbleibenden Teile schraffiert, die zu Grunde gehenden freigelassen und die neu auftretenden punktiert.

13. Die Zunge eines Vertreters der Perennibranchiatengruppe, Siredon pisciformis, gleicht durchaus der primitiven Zunge der Urodelenlarven, sowohl beim ausgewachsenen Tiere wie bei den Larven; sie besitzt keine Drüsen und keine eigenen Muskeln. Der Musculus genioglossus kann nur indirekt die Zunge der Tiere bewegen, da seine Fasern teilweise am Hyoid ansetzen. Der grösste übrige Teil des Muskels endet in der Schleimhaut der Mundhöhle, verdient also seinen Namen kaum. Einen Musculus sterno- oder hyoglossus besitzen die Perennibranchiaten nicht. So ähnelt ihre Zunge der Fischzunge.

14. Drüsen besitzen die Perennibranchiaten an jener Stelle, wo sich bei den Urodelenlarven die Drüsen anlegen, nicht. Nur unmittelbar hinter dem Unterkiefer liegen Krypten der Schleimhaut, zwischen Papillen.

15. Bei der Vergleichung der Urodelenzunge mit den Zungen niederer Tiere ist bemerkenswert, dass ihre Larven Fischzungen besitzen, dass aber die definitive Zunge nicht von dieser Zunge abgeleitet werden kann, da sie nur in einem kleinen, hinteren, medianen Teil dieses Organes Verwendung findet, während der übrige grösste, drüsentragende Teil eine Neubildung ist, die bei den Fischen keinen Vorläufer hat, da von ihnen keine Species auch nur das drüsentragende Feld am vorderen Mundboden besitzt. Denn wir könnten wohl Tiere mit primitiver Zunge (Fischzunge), und mit Drüsen unter ihr am Mundboden, zu denen Muskelfasern ziehen, was die Zunge anlangt, als Ahnen der Urodelen ansehen, vorausgesetzt natürlich, dass sonst passende Verhältnisse vorliegen. Leider habe ich bis jetzt keine Gelegenheit gehabt, von Petromyzonten oder

Dipnoren Material darauf hin zu untersuchen, erstere sind, soweit ich nach den wenigen Litteraturangaben urteilen darf, sicher von Wichtigkeit, und ich hoffe diese Lücke später noch ausfüllen zu können.

16. Wenn wir zum Schluss noch die Frage beantworten wollen, welche Teile des Kiemenapparates für die definitive Zunge Verwendung finden, so müssen wir sagen, dass das vordere Ende der Copula, vielleicht auch noch mediane Teile des zweiten Schlundbogens verwendet werden. Dazu kommt das zwischen Copula und Unterkiefer liegende Gebiet des Mundbodens, das den allergrössten Teil der Zunge liefert; vom ersten Schlundbogen wird nichts verwendet.

II. Anuren.

Alytes obstetricans.

Kurze Bezeichnung der untersuchten Stadien der Entwickelung.

Stadium I. Äussere Kiemen auf der Höhe ihrer Entwickelung, Embryonalanlage ca. 2 mm lang. Linse des Auges ist ein Bläschen, dessen hintere Wand schon deutlich verdickt ist.

Stadium II. Äussere Kiemen noch vorhanden, Embryonalanlage ca. 3 1/2 mm lang. Linse hat schon deutliche Fasern, ihr Hohlraum ist nur noch spaltförmig.

Stadium III. Äussere Kiemen sind nicht mehr vorhanden; Länge der Larve mit Schwanz 8 mm. Linse enthält keinen Hohlraum mehr.

Stadium IV. Gesamtlänge 11 mm, Körperlänge (Schnauzenspitze bis Anus) 4 mm.

Stadium V. Gesamtlänge 18 mm, Körperlänge ca. 8 mm.

Stadium VI. Gesamtlänge 31,5 mm, Körperlänge 13,5 mm. Die Hinterbeine beginnen eben hervorzusprossen und sind ca. 0,5 mm lang.

Stadium VIa. In den Maassen fast ganz gleich dem Stadium VI. Bei Betrachtung des Zungenentwickelungsstadiums ergiebt sich jedoch, dass es ein wenig älter als VI ist.

Stadium VII. Gesamtlänge 34 mm, Körperlänge 13 mm, Breite des Kopfes in Augenhöhe 5,5 mm. Hinterbeine sind 0,75 mm lang.

Stadium VIII. Gesamtlänge 37 mm, Körperlänge 17 mm. Kopfbreite 7 mm. Hinterbeine genau in demselben Zustand wie in Stadium VII.

Stadium IX. Gesamtlänge 38 mm, Körperlängc 18,5 mm, die Hinterbeine sind fast 2 mm lang; sonst durchaus dem Stadium VIII ähnlich.

Stadium X. Gesamtlänge 49 mm, Körperlänge 21 mm. Hinterbeine sind 2 mm lang.

Stadium XI. Gesamtlänge 50 mm (Schwanz etwas verletzt). Körperlänge 26 mm; Hinterbeine sind 2,75 mm lang und lassen schon das schaufelförmige Endglied erkennen, an dem die einzelnen Strahlen angedeutet sind.

Stadium XII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Hinterbeine sind 7 mm lang und lassen schon die Gliederung in Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss, an dem die Strahlen schon über die Schwimmhäute hervorragen, erkennen.

Stadiam XIII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Die Hinterbeine sind gebeugt und in dieser Stellung 8,5 mm lang.

Stadium XIV. Gesamtlänge der Larve 48 mm, Körperlänge 24 mm. Vorderbeine sind beide schon durchgebrochen. Schwanz noch unverkürzt.

Stadium XV. Schwanz schon stark in der Verkürzung begriffen, vierbeinige Larve, Metamorphose also fast beendet, was

auch von der schon fast vollendeten Umbildung des Larvenmaules zu dem des fertigen Tieres zu erkennen ist.

Sämtliche Maasse sind an den in Alkohol befindlichen Larven genommen.

2. Entwickelung der äusseren Form und des Hyobranchialskelettes.

Das jüngste Stadium, an dem die äusseren Kiemen noch hervorragen, bietet in Betreff der Zungenbildung noch sehr wenig, ist deswegen aber als Ausgangsstadium von grosser Bedeutung, zumal es die ersten Anfänge der mittleren Thyreoideaanlage zeigt. Der Mundboden wurde bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert (vergl. Tafelfig. 8).

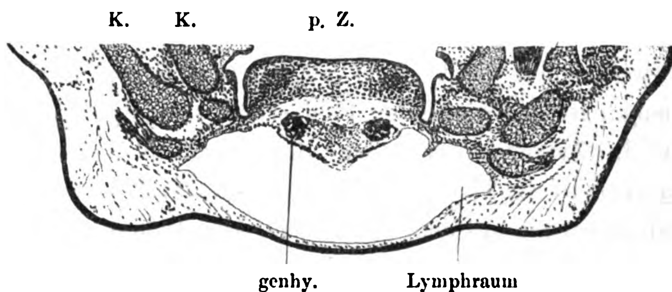
Fünf Paare von Visceralbögen sind ausgebildet; am mächtigsten sind der erste und zweite entwickelt, die zwei daraufolgenden sind weniger breit, und am schmalsten ist der fünfte. Der erste ragt schon kieferartig über den Mundboden hervor; an seinem hinteren (aboralen) Rande ist die Stelle der mittleren Thyreoideaanlage, die mit dem Epithel der Mundschleimhaut noch in Verbindung als breiter Zapfen nach unten ragt. Deutlich ist der nun folgende eigentliche Mundboden von dem Unterkieferbogen abgegrenzt; er besteht aus einem mittleren unpaaren Teil, an den sich von den beiden Seiten her die Paare von Visceralbögen anschliessen, und zwar so, dass die vorderen nahe der Mittellinie in das unpaare Stück übergehen, während die hinteren dies immer mehr entfernt von der Mittellinie thun. Dadurch wird der unpaare mittlere Teil zu einem dreieckigen Felde umgewandelt, dessen Spitze natürlich dem Munde zu, dessen breite Basis nach hinten gewendet ist. Dieses Feld ist zudem deutlich von rechts nach links gewölbt und springt in die Mundhöhle etwas vor. Diese Wölbung ist durch die darunter liegende Herzanlage und Teile des Darmes bedingt, denn das

Mesenchymgewebe des Mundbodens ist noch ausserordentlich dünn, nur an den Seiten, wo dieser in die Visceralbögen übergeht, wird es dicker. Knorpelbildungen sind noch nicht deutlich geworden.

Das zweite Stadium unterscheidet sich wenig, aber in wesentlichen Punkten von dem soeben geschilderten. Das eben beschriebene dreieckige Feld ist noch zu erkennen, aber an ihm sind nahe der Medianlinie zwei oralwärts konvergierende leichte Wülste aufgetreten, die von den Knorpelanlagen des zweiten Visceralbogens hervorgerufen werden. Knorpelsubstanz ist in diesen Bögen noch nicht zu erkennen, aber ziemlich gut abgrenzbares Chondroblastem. Die Stelle der späteren Copula ist schon zu sehen, wenn auch nicht scharf abgrenzbar; gegen das Gebiet der Kiemen ist das dreiseitige Feld schärfer abgegrenzt, als im Stadium I. Zwischen der Anlage des ersten und zweiten Visceralknorpels ist die Thyreoideaanlage noch durch einen dünnen Verbindungsstrang mit dem Epithel der Mundhöhlenauskleidung im Zusammenhang. Dieser Epithelstrang zieht von der Mundhöhle aus unter dem Knorpel des zweiten Visceralbogen nach hinten, schwillt zu einem dicken rundlichen Zellhaufen an, der bald darauf von oben nach unten (dorsoventral) plattgedrückt erscheint und dann in zwei Zipfeln endet, die aboralwärts divergieren, um im Mesenchymgewebe mit abgerundeten Enden aufzuhören.

In dem nächsten Stadium (III), das auch einer noch nicht ausgeschlüpften Larve entstammt, ist der Mundboden, auf den hier hauptsächlich die Aufmerksamkeit gerichtet wurde, beträchtlich verdickt und stark in das Mundinnere vorgewölbt (cf. Tafelfig. 9). Seitlich ist die Abgrenzung durch eine tiefe Falte gegen die eigentliche Kiemenregion ausserordentlich scharf (cf. Textfig. 16); vorn ist der Mundbodenwulst, wie man die Partie wohl bezeichnen könnte, in eine stumpfe Spitze ausgezogen, die eine ganz seichte mediane Einkerbung zeigt. Ob diese stets vorhanden

ist, kann nicht mit Bestimmtheit behauptet werden; es ist sehr wohl möglich, dass sie nur durch stärkere Schrumpfungen an dem Objekt, das mir konserviert übergeben wurde, erzeugt ist. Im ganzen hat dieser eben beschriebene Mundbodenwulst eine ähnliche Gestalt, wie das im ersten und zweiten Stadium beschriebene dreiseitige Feld, nur, dass hier eine Zungenform, wenn man so sagen darf, deutlich ausgeprägt ist, indem der ganze Wulst vorn und an den beiden Seiten scharf abgegrenzt in die Mundhöhle hineinragt. Es entsteht so eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Zustand der Urodelen, der als „primi-



Textfigur 16.

Querschnitt durch den mittleren Teil des Wulstes der „primitiven Zunge“ von Alytes obstetricans (Stadium III) mit den daneben liegenden Teilen des Mundbodens und des Kiefers. Die Zunge (p. Z.) ist seitlich je durch eine tiefe Falte von den benachbarten Teilen scharf abgegrenzt. In ihr sind nahe am lateralen Rande Zellhaufen gezeichnet, die die oralen Enden der Knorpelanlagen sind. Die lateral von der Zunge liegenden Knorpel gehören dem Unterkiefer und Schädel an (K.). Unter der Zunge liegen die Muskelbündel des Geniohyodeus (genhy.) und darunter ein sehr grosser Lymphraum.

Vergrösserung ca. 60 fach.

tive Zunge“ bezeichnet wurde. Natürlich sind die Skelettverhältnisse dieser Gegend bei den Anuren grundverschieden von jenen Formen. Nach hinten ist keine scharfe Abgrenzung, sondern die Übergänge in den Kiemendarm etc. sind allmähliche und erfolgen annähernd in demselben Niveau.

Die Knorpel der Visceralbögen sind in diesem Stadium wohl zu erkennen, da sie Grundsubstanz besitzen und so scharf abgegrenzt sind. In der primitiven Zunge liegt die Copula der Knorpel; diese beginnt fünfzehn Schnitte von der frei vor-

ragenden Spitze entfernt. (Die Schnitte sind 0,01 mm dick, also beträgt diese Entfernung an dem eingebetteten Präparat 0,15 mm.) Die Copula wird aber etwas von den an sie von beiden Seiten herantretenden Knorpeln des zweiten Visceralbogens (Hyoid) überragt, da diese an dem medialen Ende oral stark convex sind. Knorpel anderer Visceralbögen treten in der Zungenanlage selbst nicht an die Copula heran, erst in der eigentlichen Kiemenregion ist dies zu konstatieren. Die Copula ist an ihrem oralen Ende recht dünn, während sie dann aboralwärts, fast von Schnitt zu Schnitt, dicker wird.

Von Interesse ist in diesem Stadium, dass ein nicht unbeträchtlicher Teil dieses Muskelbodenwulstes frei von Knorpel ist, ähnlich wie wir es bei den Urodelen gesehen; erst im mittleren Teile beginnen die Knorpel, und da kann man wohl sagen, dass die Hervorragung des Mundbodens bedingt ist durch diese voluminösen Massen, denn die Schleimhaut bildet dort nur einen verhältnismässig dünnen Überzug der Hyoidbogen.

Muskeln und Nerven sind in dem Mundbodenwulst nicht zu erkennen.

Offenbar erhält sich dieses „Urodelenstadium" der Zunge nur kurze Zeit. Denn nur wenig ältere Larven (Stadium IV) zeigen am Mundboden ein sehr verändertes Bild. Die seitlichen tiefen Gräben, die vorhin geschildert wurden und in der Tafelfigur 9 deutlich zu sehen sind, sind verschwunden, es entsteht dadurch wieder ein mehr ebenes Feld am Mundboden, dessen hintere seitliche Partien aufsteigend in die Seitenwände der Mundhöhle übergehen. Allein in den vorderen Partien sind noch Hervorragungen zu bemerken, die nun zu schildern sind.

An einer Rekonstruktion (cf. Tafelfigur 10), die einer Larve von 11 mm entnommen ist, ist das frei hervorragende Ende des Mundbodenwulstes noch zu erkennen. Es liegt aber nicht mehr so dicht hinter dem Mundeingang, sondern zwischen den Unterkiefern und dem oralen Ende der primitiven Zunge ist

ein ziemlich breites frontal gewölbtes Feld deutlich, das gewiss seine Entstehung vor allem dem Umstand verdankt, dass der Mundeingang sich erheblich umgestaltet, da nun die rüsselartige Verlängerung dieses Teiles aufgetreten ist, die für jene nun folgenden Larvenperioden bis zum Ende der Metamorphose hin so ungemein charakteristisch ist.

Auf dem vorderen Ende der primitiven Zunge sitzen zwei lange Zotten, die von jetzt an bei vielen Stadien zu bemerken sind. In der Mitte zwischen ihnen ist nur ein ganz feiner Spaltraum zu finden, der kaum so breit ist, wie jene sehr schlanken Zotten dick sind.

Hinter dieser leichten Erhebung des Mundbodens, auf der die Zotten sitzen, gehen nach beiden Seiten divergierend zwei Wülste nach der hinteren und seitlichen Gegend des Mundbodens, die von den beiden Hyoidknorpeln bedingt sind, die jetzt schon sehr reichliche hyaline Knorpelsubstanz besitzen. An dem Punkte des seitlichen Mundbodenabschnittes, bis zu dem die Wülste zu verfolgen sind, liegen wieder einige allerdings nur niedere Papillen. In der Mittellinie sind die Wülste durch eine deutliche Einsenkung von einander geschieden; nach hinten gehen sie allmählich in den übrigen Teil des Mundbodens ohne Abgrenzung über.

Auch das Epithel, das auf den beiden schlanken vorderen Papillen und ihrer Basis sich deutlich von dem sonstigen Mundhöhlenepithel durch seine Höhe unterscheidet, geht nach hinten ganz allmählich in das übrige niedere Epithel über. Das unter dem Epithel liegende Gewebe ist im Gebiet der Papillenbasis sehr reich an Zellen und scharf von dem darunter liegenden Gewebe abgetrennt; alsdann geht es aber ohne Grenze nach hinten in die mit ihm in demselben Niveau liegenden Knorpel über.

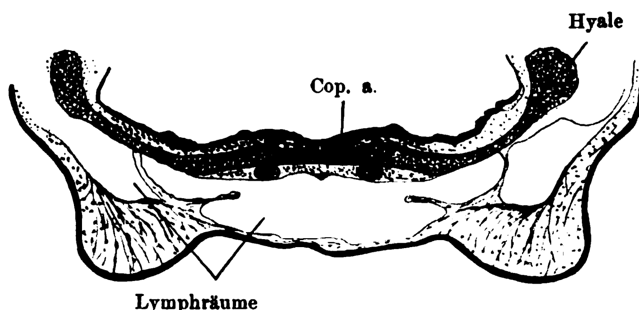
Die Knorpel sind deutlich ausgebildet und ebenfalls rekonstruiert worden (Tafelfigur 11). Bei der Bezeichnung der einzelnen Teile halte ich mich an die von Gaupp benutzte Nomenklatur. Die beiden Hyalia bei dieser Alyteslarve sind im ganzen ähnlich so gestaltet, wie Gaupp sie vom Frosch beschrieben hat. Zur allgemeinen Orientierung habe ich ein Modell benutzt, das Herr Dr. Märtens von einer ähnlich alten Alyteslarve gewonnen hat; ich habe dann auch selbst einige Partien bei stärkerer Vergrösserung rekonstruiert. Jenes Modell von Märtens umfasst das ganze Hyobranchialskelett, das ich weiterhin in dem Umfange nicht mehr beachtet habe, weil es für meine speziellen Zwecke nicht notwendig erschien.

Die Hyalia sind sehr ähnlich denen des Frosches, nur ist der Processus anterior und posterior hyalis nicht so stark entwickelt. Die Copula (in der Tafelfigur 11 durch eine schwarze Linie bezeichnet) schiebt sich weiter kranial zwischen die Hyalia als knorpelige Masse ein, so dass die Pars reuniens nicht so stark entwickelt ist, wie beim Frosch. Ebenso ragt die Copula kaudal weiter zwischen die Plana branchialia hinein, indem sie fast bis zu ihrem hinteren Ende zu verfolgen ist. Die vier Branchialia bieten keine Besonderheiten.

Nun aber ist ein bemerkenswerter Unterschied zu erwähnen, auf den Gaupp auch schon aufmerksam gemacht hat. Bei Alytes liegt dicht vor (kranial) der Pars reuniens ein breites dünnes Knorpelplättchen, das die Incisur, die zwischen den beiden Hyalia vorn bleibt, ausfüllt, aber durch einen namentlich in der Mitte deutlichen Spalt von dem Hyale getrennt ist. Dieses Knorpelstück, das beim Frosch nur ganz gering für kurze Zeit entwickelt ist, wird von Gaupp für eine Copula der Hyalia (wahrscheinlich!) gedeutet. Wir werden uns noch fernerhin mit diesem Gebilde und seiner Deutung zu beschäftigen haben. Die Ausdehnung dieses Stückes hier beträgt kraniokaudal ca. 100 μ. (Ich habe dies Gebilde zunächst mit Copula a, um nichts zu

präjudizieren, bezeichnet[1]); in der Textfig. 17 ist es im Querschnitt zu sehen).

Die mundwärts gelegene Oberfläche der Hyalia zeigt das Relief, das geeignet ist, die beschriebenen Wülste und Furchen des Mundbodens zu erzeugen. Die als vorderes Ende der Zungenanlage bezeichnete Stelle, die die Papillen trägt, liegt unmittelbar über jenem Knorpelstück, das vor dem Hyoid gelegen ist. (Copula a).



Textfigur 17.

Querschnitt durch den Mundboden einer Alyteslarve (Stadium IV). Unter dem Epithel, das wenige niedrige Papillen erkennen lässt, liegen die beiden Hyalia (Hy.); in der Mitte zwischen ihnen liegt die Copula (Cop a). Unter den Knorpeln liegen sehr grosse Lymphräume. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrösserung ca. 1 : 55.

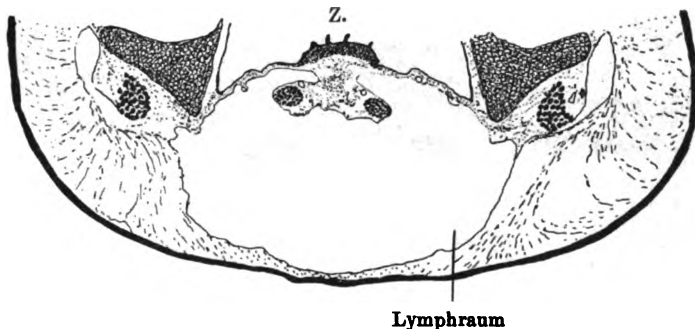
Im nächsten Stadium (V), bezeichnen statt wie eben zwei, vier niedere Papillen den Beginn der Zunge. Die Copula a ist hier 210 μ breit (kraniokaudal); sonst sind nur geringe Veränderungen eingetreten.

Bei einer etwas älteren Larve (Stadium VI) ragt der mehrfach erwähnte mittlere Wulst, der, wie in der Besprechung der jüngeren Stadien gesagt wurde, sich an der Stelle befindet, wo die Spitze der bei ganz jungen Larven urodelenlarvenähnlichen

1) Die Copula, die zwischen den Hyalia und den Plana branchialia gegelegen ist, wird, wenn es die Deutlichkeit erfordert, auch mit Copula b bezeichnet.

primitiven Zunge lag, stärker in die Mundhöhle hinein und ist als ziemlich gleichmässige Rundung auf den Schnitten zu sehen. Eine Anzahl von kleineren Papillen sitzt auf ihm, auch sind sehr wohl jene beiden medialen langen Zotten zu sehen, wie sie ganz ähnlich schon beschrieben wurden.

Auch hier wieder ist das unter dem verdickten Epithel liegende Gewebe dicht mit Zellkernen durchsetzt, und sehr scharf von dem ausserordentlich lockeren Gewebe darunter abgegrenzt (cf. Textfigur 18).



Textfigur 18.

Larve von Alytes obstetricans (Stadium VI). Querschnitt durch den vordersten Teil der ersten Zungenanlage. Dasselbe Stadium ist in Textfigur im Längsschnitt dargestellt. In der Mitte der mit Z. bezeichneten Anlage sind zwei grössere Papillen gezeichnet, die den im Text an jener Stelle erwähnten entsprechen. Scharfe Abgrenzung eines „Zungengewebes" von dem lockeren Gewebe der Unterlage.

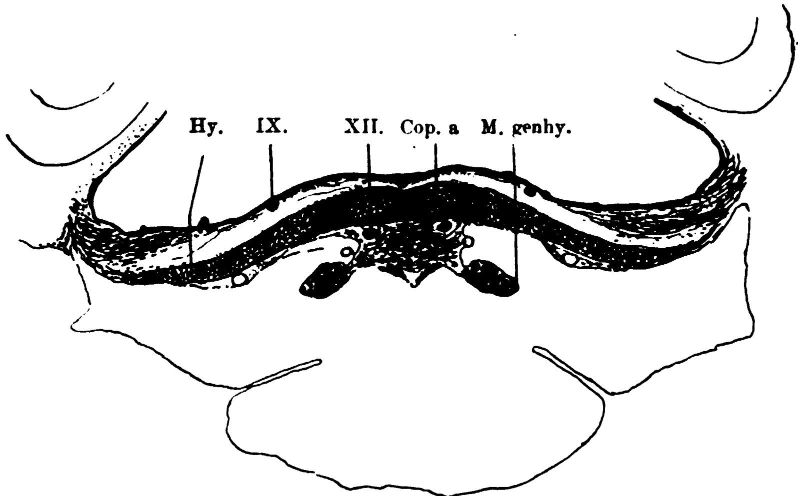
Vergrösserung ca. 1 : 22.

Weiter kaudalwärts geht der oben geschilderte unpaare Wulst in einen paarigen Teil über, der aus zwei symmetrisch gelagerten Erhebungen besteht, die in der Medianlinie durch eine deutliche Furche getrennt sind, ähnlich wie dies bei Stadium IV geschildert wurde. Diese beiden seitlich divergierenden Erhebungen gehen dann allmählich in die Rachenwand über.

Die ganze Strecke, die die geschilderten Eigentümlichkeiten besitzt, ist in kraniokaudaler Richtung 375 μ lang.

150 μ kaudal von dem Anfang der Zungenerhebungen beginnt die Copula a und ist im ganzen ca. 480 μ von vorn nach

hinten breit. Sie reicht also nach hinten nicht unbeträchtlich über die Zungenanlage hinaus. Ca. 270 μ hinter ihrem Anfange beginnt eine deutliche Abgrenzung in der Mittellinie, die eine paarige Beschaffenheit des hinteren Endes dieses Knorpelstückes ausser Frage stellt (cf. Textfig. 19). Während diese Copula in der ersten Zeit des Auftretens etwas ventralwärts unter dem



Textfigur 19.

Querschnitt des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VI). Unter dem Epithel liegen die nur angeschnittenen Hyalia (Hy.) auf jeder Seite, zwischen denen die Copula a liegt, die deutlich paarig ist, d. h. aus zwei Knorpelgrundsubstanz enthaltenden Kernen besteht, die durch vorknorpliges Gewebe in der Medianebene zusammenhängen. (Der Schnitt hat das aborale Ende der Copula (Cop. a) getroffen, weiter oralwärts würde nichts von der paarigen Gestaltung zu sehen sein). Unter der Copula a liegt der Nervus hypoglossus (XII), und zwar der Ast, der zur Anlage des Musculus hyoglossus geht. Darunter lateral liegen die Musculi geniohyoidei (M. genhy.). Die äussere Haut der Unterfläche des Unterkiefers ist nicht gezeichnet. IX Nervus glossopharyngeus.

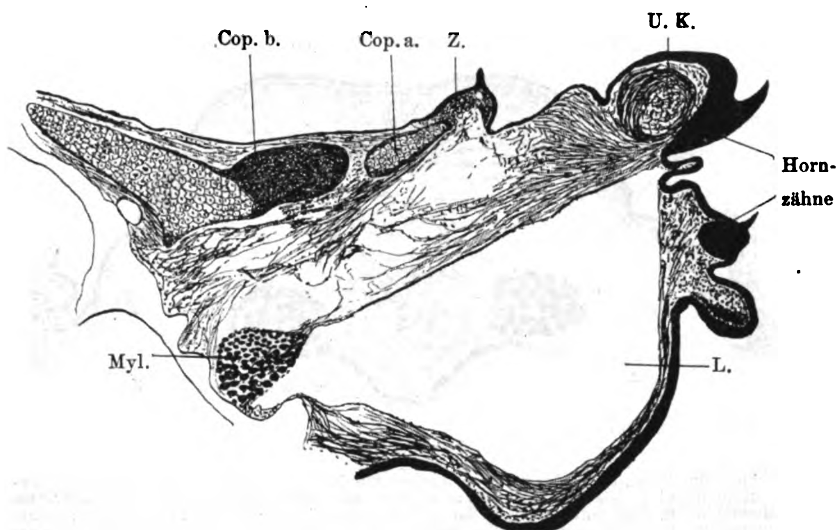
Vergrösserung ca. 1 : 20.

Hyoidbogen lag, ist jetzt und in späteren Stadien davon nichts mehr zu bemerken, beide Gebilde liegen durchaus in einer Höhe. Sie besteht aus wohl ausgebildetem Hyalinknorpel.

120 μ kaudal von dem Ende der Copula beginnt das Gewebe der Pars reuniens der Hyalia. Anders wie in früheren und zum Teil auch in späteren Stadien beginnt die Pars reuniens mit einer kleinen medianen Spitze in der die hyaline Grund-

substanz stärker entwickelt ist, als in dem sich seitlich daran anschliessenden Gewebe, das dem Vorknorpelgewebe ähnlich sieht. Nach hinten geht diese mediane Masse in die schon beschriebene und auch von Gaupp so benannte Copula (b) über, an die sich dann die Plana branchialia ansetzen.

Von einem ganz ähnlichen Stadium (VI a) wurde auch eine sagittale Serie angefertigt, der Textfig. 20 entnommen ist, die uns



Textfigur 20.

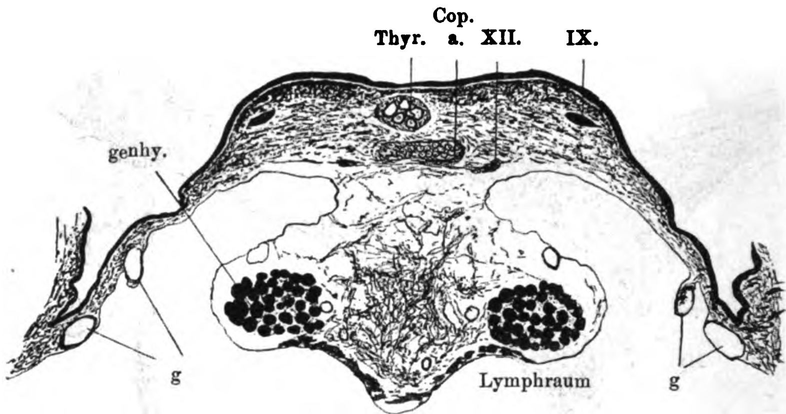
Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VI a). Die Zungenanlage (Z.) nach vorn scharf abgegrenzt, nach hinten nur ganz undeutlich, in die Zunge hineinragt Copula a (Cop. a), hinter der Copula b (Cop. b) mit dem vorderen vorknorpeligen Teil liegt. Zwischen der Zungenanlage und dem Unterkiefer (U. K.) liegt ein deutlicher rundlicher Wulst (cf. Text). Am Unterkiefer und an dem verlängerten vor ihm liegenden Mundeingang liegen Hornzähne (Hz.). Myl. Musculus mylohyoideus. L. Lymphraum.

Vergrösserung ca. 1 : 30.

die Verhältnisse, die bisher besprochen wurden, im Übersichtsbilde demonstriert. Die nach vorn ragende Spitze der Copula ist nicht ganz so schön entwickelt, wie in dem vorhergehenden Stadium.

Bei der nächst älteren Larve (Stadium VII) ist das seltene Vorkommnis einer medianen Glandula Thyreoidea in dem Ge-

webe der Zunge (Textfig. 21) zu beobachten. Sie liegt dorsal von der Copula a, unmittelbar unter der medianen Furche, die sich im hinteren Teil der Zunge befindet. Leider ist an keinem Punkte mehr ein Zusammenhang mit dem Epithel der Zunge vorhanden. Sonst zeigen sich in dieser Gegend keine weiteren Anomalien. Die primitive Zunge ragt nun schon 190 μ frei nach vorn in die Mundhöhle hinein. Die seitliche Abgrenzung



Textfigur 21.

Querschnitt durch den hinter der Zunge gelegenen Abschnitt des Mundbodens von einer Alyteslarve (Stadium VII). Die Copula a (Cop. a) ist vorn angeschnitten, über ihr nach dem Epithel der Mundhöhle zu liegt eine mediane Glandula thyreoidea (Varietät! cf. Text) (Thyr.); rechts und links lateral und unter der Copula liegt der Ast des Nervus hypoglossus, der zum Musculus hyoglossus geht. (XII.) IX Nervus glossopharyngeus. genhy. Musculus geniohyoideus. g Gefässe. Die äussere Haut an der Unterseite des Unterkiefers und Mundbodens ist nicht gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1:50.

gegen den Boden der Mundhöhle ist stärker und schärfer als je zuvor (cf. Textfig. 7). Die ganze Zungenanlage ist 375 μ lang.

Die Copula a ist nach 250 μ deutlich paarig, im ganzen 555 μ lang. Die Copula b ragt in ganz ähnlicher Weise in die Pars reuniens bis vorn hinein, wie vorher beschrieben wurde.

Von einer Larve, die sich recht gut in ihrer Entwickelung an die vorige anschliesst (Stadium VIII), wurde die Zungen-

gegend und die vorderen Abschnitte der Hyalia mit den Copulae rekonstruiert (Tafelfig. 12 und 13).

Am vorderen Rande ragt die primitive Zunge abgerundet frei in die Mundhöhle vor (ca. 120 μ weit); der vordere Teil, der auch die beiden grossen Papillen trägt, die aber nicht mehr so auffallend gross sind, ist deutlich unpaar, und mit zahlreichen kleineren Papillen besetzt; nach hinten beginnt die mediane Furche dann wieder eine rechte und linke Hälfte des Mundbodens zu markieren. Die seitlich von ihr liegenden flachen Wülste verlieren sich dann allmählich nach hinten in das Niveau der gleichmässig ausgebreiteten Schleimhaut der Kiemenregion, die an der in der Tafelfig. 11 mit einem Stern bezeichneten Stelle etwas steiler anzusteigen beginnt.

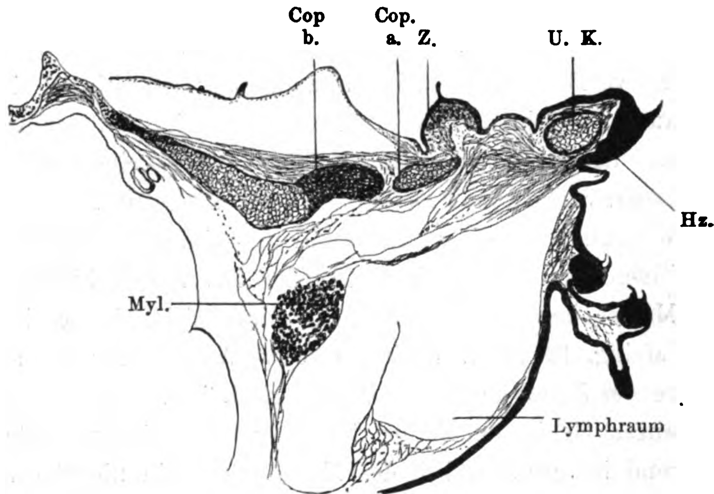
Während also die vordere und die seitliche Begrenzung der primitiven Zunge deutlicher geworden ist, ist sie hinten gegen den Mundboden immer noch recht undeutlich, aber es ist, wie die Tafelfig. 12 lehrt, doch der erste Anfang für die aborale Grenze der Zunge gegeben. Histologisch ist zu bemerken, dass im ganzen Gebiet der Zunge das Epithel deutlich verändert ist. Während im grössten Teil des Mundbodens ein niedriges, zweischichtiges Epithel vorhanden ist, ist das Epithel der Zungenanlage deutlich verdickt, und zwar namentlich dadurch, dass die basale Zelllage aus sehr hohlen Cylinderzellen besteht.

Das dichte kernhaltige Gewebe unter dem Epithel der Zunge ist nun nicht mehr so scharf von dem darunter liegenden lockeren Gewebe des Mundbodens abgegrenzt, weil aus ihm viele Züge dichten Gewebes (Muskel, Nerven etc.) in die Zunge einzustrahlen beginnen.

Die Knorpel sind mächtig entwickelt. Die Hyalia ragen mit ihren abgestumpften Processus anteriores weit nach vorn; in der Incisur zwischen ihnen liegt die Copula a, die wieder ca. 550 μ lang ist, ihre hintere Hälfte ist deutlich paarig, hinten sind sogar zwei kleine stumpfe Zipfel bemerkbar. In der Pars

reuniens zwischen den Hyalia ragt die knorplige Copula b bis ganz vorn hin. (Tafelfig. 13.)

Bei einer Larve vom Stadium IX. ist auf dem Medianschnitt nun auch eine recht deutliche caudale Abgrenzung der Zunge zu sehen (cf. Textfig. 22). Eine Rekonstruktion dieses im Gange der Zungenentwickelung sehr wichtigen Zustandes zeigt Tafelfig. 14.



Textfigur 22.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI). Die Zungenanlage (Z) ist hinten nun auch gut abgegrenzt, auf der Höhe eine lange Papille, der Wulst vor der Zunge ist noch sehr deutlich. U. K. Unterkiefer. Hz. Hornzähne. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Myl. Musculus Mylohyoideus.

Vergrösserung ca. 1 : 16.

Auf dem abgebildeten Medianschnitt sieht man, wie weit die Copula a in die Zunge hineinragt. Die Falte, die die Zunge hinten abgrenzt, halbiert ungefähr diese Copula.

Von dem Zeitpunkt an, von dem die hintere Begrenzung der Zunge deutlich geworden ist, beginnt sie auch mehr in das Lumen der Mundhöhle hineinzuragen, und indem nun auch der bindegewebige Teil der Zunge, dorsoventral gemessen, dicker wird, verschwinden die paarigen Wulste im hinteren Teil des Mund-

bodens. Das als primitive Zunge zu bezeichnende Organ rundet sich ab, und emanzipiert sich von den nun auch sich zurückbildenden Hyalia, deren Oberflächenrelief ja hauptsächlich an der Gestaltung des Mundbodens und des hinteren Teiles der Zungenanlage beteiligt war, wie wir von Anfang an gesehen hatten.

So ragt denn bei einer Larve vom Stadium XII die Zunge buckelförmig in die Mundhöhle hinein und hat schon eine Form, die zweifellos an die beim ausgebildeten Tiere erinnert, ist aber durchaus noch nicht diesem Gebilde gleichwertig.

Zu dieser Zeit beginnt nun auch die Rück- und Umbildung des beschriebenen Hyobranchialknorpelapparates. Die sehr interessanten Umbildungen der Kiemenknorpel zu dem Zungenbein des ausgebildeten Tieres hat Gaupp beim Frosch eingehend beschrieben.

Im allgemeinen sind hier bei Alytes ähnliche Prozesse, die ich aber nicht spezieller verfolgen will, da der gesamte Kiemenapparat nicht in das Bereich unserer Aufgabe fallen kann, ich habe hier nur die Schicksale der erwähnten vorderen Teile zu erledigen. Namentlich ist das Augenmerk auf die Copula a zu richten, die beim Frosch nicht im entferntesten so ausgebildet ist wie bei Alytes.

In dem zuletzt erwähnten Stadium (IX) ist im hinteren Teil der Copula a keine deutliche Abgrenzung in eine rechte und linke Hälfte mehr zu machen wie vorher. Nur hier und da sind Spuren der vorher so sehr deutlichen Halbierung zu sehen. Ihre Gesamtausdehnung ist nicht fortgeschritten, trotzdem die Zunge selbst in der Medianlinie eine Ausdehnung von 840 μ hat, was gegen früher eine beträchtliche Grössenzunahme bedeutet, wenn man bedenkt, dass diese Larve trotz ihrer weiteren Entwickelung kleiner ist, als die vorher beschriebene.

In der Pars reuniens zwischen den Hyalia ist die Copula b auch nicht mehr soweit nach vorn als hyaliner Stab zu verfolgen, während sie hinten sehr wohl entwickelt ist.

In einem etwas älteren Stadium ist das Kleinerwerden der Copula sehr deutlich, sie ragt jetzt lange nicht mehr soweit in die Zungenbildung vor wie früher (cf. Textfig. 23).

Sehr auffallend ist auch, dass sich in diesem Stadium bei einer Larve, die mit Alauncochenille gefärbt war, der Knorpel der Copula a sehr viel blasser gefärbt hat, als die Knorpel der Hyalia, während früher nie ein Unterschied derart zu bemerken war.

Soweit ich sehen konnte, ist bei zweibeinigen Larven die Copula a immer noch in ähnlicher Ausdehnung, wie bisher beschrieben wurde, vorhanden; sowie aber die Vorderbeine erschienen sind, geht die Rückbildung der Copula a sehr rapide vor sich. Bei einer vierbeinigen Larve mit langem Schwanz ist sie schon so geschwunden, dass nur nach 150 μ hindurch hyaline Knorpelmasse in ihr zu erkennen ist. Dann schwindet sie vollkommen, und beim fertigen Individuum sind keine Spuren mehr von ihr zu bemerken.

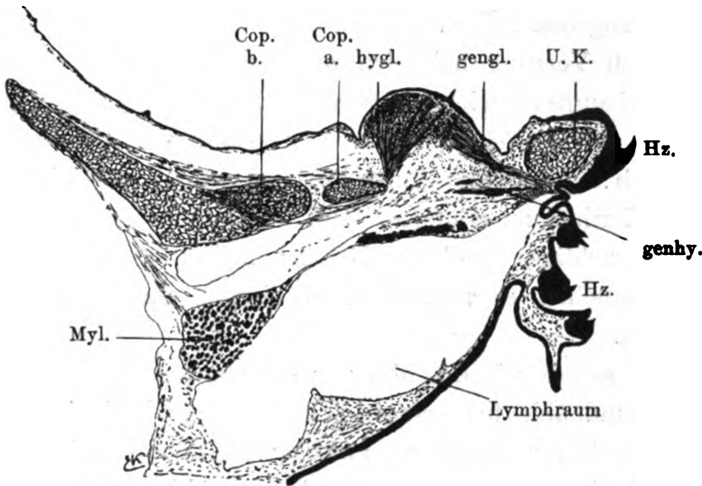
Hinsichtlich der weiteren Schicksale des Hyobranchialskelettes kann ich durchaus auf die vortrefflichen Darstellungen von Gaupp verweisen, denn soweit ich mich orientiert habe, vollzieht sich dieser Vorgang im Prinzip ebenso wie bei Rana.

Wir kehren nun zur weiteren Ausbildung der Zunge zurück.

Bei der Betrachtung des Bildes, das nach einer Rekonstruktion in Tafelfig. 14 wiedergegeben ist, fällt vor der deutlich hervorragenden Zunge ein querer Wulst auf, dessen Ausdehnung von rechts nach links erheblich bedeutender ist, als in oral-aboraler Richtung. Dieser Wulst ist in allen abgebildeten Sagittalschnitten gut zu sehen.

Er trennt immer den vordersten Abhang der Zunge von dem Unterkiefer, der durch eine deutliche Falte von ihm abgegrenzt ist.

Diese Rekonstruktion zeigt auch ferner noch, dass der breite Wulst zwei dicht nebeneinander liegende Erhebungen besitzt also paarig ist. Die Ursache der beiden medial gelegenen



Textfigur 23.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XIII). Die medianen Teile des Muscul. hyoglossus (hygl.) und genioglossus (gengl.) strahlen in die Zunge ein; der noch eben erkennbare Wulst vor der Zunge ist in Begriff mit in den vorderen Abhang der Zunge aufgenommen zu werden. Copula a (Cop. a) ist schon bedeutend kleiner geworden. Cop. b. Copula. b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Reste des Musculus geniohyoideus. Hz. Hornzähne.

Vergrösserung ca. 1 : 16.

Buckel wird bei der Entwickelung der Muskel näher erläutert werden.

Dieser Wulst wird nun im Laufe der weiteren Entwickelung mit in die definitive Zunge hineingezogen, sodass diese zuletzt vom Unterkiefer durch die Falte abgegrenzt ist, die in früheren Stadien den Wulst von ihm trennte.

Wir haben also hier, wie ich wohl vorgreifend bemerken darf, durchaus an die bei Urodelen beschriebenen Thatsachen erinnernde Verhältnisse; auf Besonderheiten und Unterschiede habe ich natürlich noch ausführlich einzugehen.

Hier bei Alytes, wie dort bei Salamandra und Triton wird der endgültige Beweis erst durch sorgsames Studium der Muskelentwickelung gebracht, auf die wir nachher noch im Zusammenhang einzugehen haben.

Diesen Vorgang habe ich in allen Einzelheiten lückenlos verfolgt, hauptsächlich an Sagittalschnitten, die für das Studium durchaus erforderlich sind. An Querschnitten allein ist es fast unmöglich, jedenfalls ohne Rekonstruktion ausserordentlich schwer Klarheit zu erlangen.

Ein wichtiges Stadium (XIII) ist in Textfig. 23 abgebildet, wir gebrauchen es nachher noch einmal für die Muskelentwickelung.

Dort sehen wir die hinten wohl abgegrenzte Zunge stark in die Mundhöhle hervorragen. Der Wulst, der in Textfig. 20 und 22 noch vor der Zunge, zwischen ihr und dem Unterkiefer liegt, ist in den vorderen, sanft abfallenden Abhang der Zunge mit hineingezogen. Der vordere Rand der Zunge liegt dicht hinter dem Unterkiefer, hinter der noch immer deutlichen Furche, die früher den queren Wulst von dem Unterkiefer trennte.

Dies wird dadurch noch weiter zur Evidenz klar gemacht, dass auch an diesem Präparat noch das ursprünglich vordere Ende der Zunge leicht kenntlich ist durch die ziemlich hohe Papille, die wir in jüngeren Stadien konstant an jenem vordersten Punkte sahen.

Zwischenstadien zwischen diesem eben geschilderten und den früheren, in denen also noch die aborale Furche des queren, vor der Zunge gelegenen Wulstes mehr oder weniger deutlich zu sehen ist, habe ich mehrfach beobachtet; wir werden sie auch noch bei der Muskelentwickelung kennen lernen (Textfig. 28).

Die Art der Einverleibung dieses Wulstes in die Zunge ist, wie ersichtlich, verschieden von dem vergleichbaren Vorgange bei Salamandra. Dort besteht ein durchaus ähnlicher Wulst, der aber durch Verwachsung (cf. Seite 542) an die primitive Zunge herankommt. Hier wird die den Wulst von der hinter ihm liegenden primitiven Zunge trennende Einziehung oder Falte dadurch zum Verschwinden gebracht, dass sie verstreicht, dass ihre tiefste Stelle durch Erhebung auf ein gleiches Niveau gebracht wird, wie die hinten liegenden Teile. Welche Ursache dies bedingt, wird uns das folgende Kapitel lehren.

Jetzt erst haben wir das Material kennen gelernt, das zur Bildung der definitiven Zunge des Tieres verwendet wird; nun ist auch die orale Grenze der Zunge da: diese liegt in der Falte, die den vorderen Wulst des Mundbodens von dem Unterkiefer trennt. Wenn wir im vorstehenden von einer Zunge oder Zungenanlage der Larven gesprochen haben, dann ist niemals damit gemeint gewesen, dass aus den so bezeichneten Gebilden die definitive Zunge wird, diese setzt sich zum wesentlichsten Teile aus dem eben als besonders wichtig geschilderten vorderen Wulst zusammen, der sich an die primitive Zunge anlegt, die den hinteren Teil und die hintere Grenze der definitiven Zunge liefert. Streng genommen dürfen wir das, was wir oft als primitive Zunge hier bei diesem Anur bezeichnet haben, eigentlich nicht so benennen. Damit muss nämlich die Vorstellung erweckt werden, als wenn diese Bildung dem gleichbenannten Organ der Urodelenlarven homolog wäre. Das ist aber nicht der Fall; nur in der allerersten Larvenzeit besitzt Alytes eine Zunge, die wir ohne Schwierigkeit der primitiven oder Fischzunge der Urodelenlarven gleichstellen können. Diese bleibt aber in ihrer charakteristischen Form nicht lange bestehen, nur ihre ovale Spitze, die weitere Neubildungen erfährt, erinnert der Form nach an die primitive Zunge jener niederen Klassen. Trotzdem mag die Bildung diese Bezeichnung weiter

führen, weil sie in der That eine primitive Zunge ist, die erst durch Anlagerung benachbarter Partien, die ursprünglich gar nicht zu ihr gehörten, in die definitive Zunge umgewandelt wird. Diesen Punkt haben wir später bei der Vergleichung der Zungenbildungen noch eingehender zu erörtern.

Nun sind wir mit dem Wesentlichen der Entwickelung der Form der Zunge am Ende. Wenn der in Textfigur 22 noch flache vordere Abhang der Zunge allmählich vorgebuckelt wird, dass er stärker in die Mundhöhle vorragt, und wenn die Zunge im Weiterwachsen allmählich die Anheftungsstelle am Boden des Mundes überwuchert hat, sodass die Bänder frei überhängend werden, so ist die definitive Form der Zunge des ausgebildeten Tieres bald erreicht, die also im wesentlichen nun durch gleichmässiges Weiterwachsen aller Teile des Organs entsteht.

Viele Einzelheiten werden wir allerdings noch bei der Entwickelung der Muskulatur nachzutragen haben, ohne die natürlich ein volles Verständnis der ausgebildeten Form nicht möglich ist.

3. Sublinguale Wulstbildung.

Wir müssen hier noch auf eine Bildung aufmerksam machen, die bei Alytes nur in sehr geringem Grade im Vergleich mit den anderen untersuchten Anuren auftritt. Betrachten wir die Textfigur 21, so fällt auf, dass die eigentliche Zunge noch auf einer breiteren Unterlage aufsitzt, die ihrerseits wohl von den seitlich gelegenen Partien des Mundbodens abgegrenzt ist; der Kontur des Seitenrandes der Zunge läuft also nicht direkt nach abwärts in den Graben, der die Zungengegend vom Mundboden trennt, sondern bildet noch einen stumpfen Höcker, der dann erst in jene Grube abfällt. Am vorderen Teile der Zunge (von dem ein Schnitt in Textfigur 30 abgebildet ist) ist

diese Bildung nur undeutlich vorhanden. Wenn man noch weiter hinten gelegene Schnitte durchsieht, dann stellt sich heraus, dass sich die Bildung hinter der Zunge allmählich in den Boden der Mundhöhle verliert. Man muss sich demnach folgendes Bild von dieser Formation machen: unter dem hinteren Teil der Zunge liegt ein Wulst am Boden der Mundhöhle, auf dem die Zunge sitzt, und der sich aboral breiter werdend noch hinter der Zunge eine Strecke weit hinzieht, um dann allmählich in das Niveau des übrigen Mundbodens überzugehen.

Die Entstehung dieses unter der Zunge gelegenen Wulstes, der zugleich breiter ist als die Zunge selbst, fällt in eine Zeit, wo die definitive Zunge schon im wesentlichen fertig ist, etwa zur Zeit des Stadium XII. Alsdann tritt an dem seitlichen Abhang der Zunge, der bis dahin gleichmässig abfiel, jene Falte auf, die die Zunge von dem unter ihr liegenden Wulst trennt. An der Zunge des vollständig ausgebildeten und des erwachsenen Tieres ist der Wulst so gut wie gar nicht mehr vorhanden. Wir haben es also in diesem sublingualen Wulst bei Alytes nur mit einer vorübergehenden Bildung zu thun, die wohl kaum aufgefallen wäre und die ich kaum zu beschreiben brauchte, wenn sie nicht bei anderen Anuren eine grössere Bedeutung hätte, schon deswegen, weil Fasern des Musculus genioglossus in sie hineingelangen. Davon habe ich aber bei Alytes keine Spur entdecken können. Später werden wir bei anderen Anuren noch darauf einzugehen haben. Man kann wohl mit Recht die Vermutung aussprechen, dass Alytes dies Gebilde deswegen nur rudimentär besitzt, weil seine Zunge fast den ganzen zwischen den Unterkiefern gelegenen Teil des Mundbodens einnimmt.

4. Entwickelung der Muskeln und Nerven.

Die Nerven und Muskeln sollen der nahen Beziehung wegen, die diese Gebilde mit einander (zum Teil wenigstens) haben, auch zusammen besprochen werden.

Als grössere Stämme treten der Nervus glossopharyngeus (IX) und die Äste des Hypoglossus (XII) in die Zunge ein. Auf diese wird hier allein zunächst Rücksicht genommen.

In den frühesten Stadien, wo von eigentlicher Zungenanlage noch nichts zu sehen ist, tritt der Nervus glossopharyngeus in den cerebralwärts gelegenen Teil des dritten Visceralbogens ein, begiebt sich aber noch nicht — so weit sich dies bei der schwierigen Unterscheidung der einzelnen Gewebe überhaupt erkennen lässt — zum Boden der Mundhöhle. Vom Nervus hypoglossus ist in der in Frage kommenden Gegend noch nichts zu erkennen.

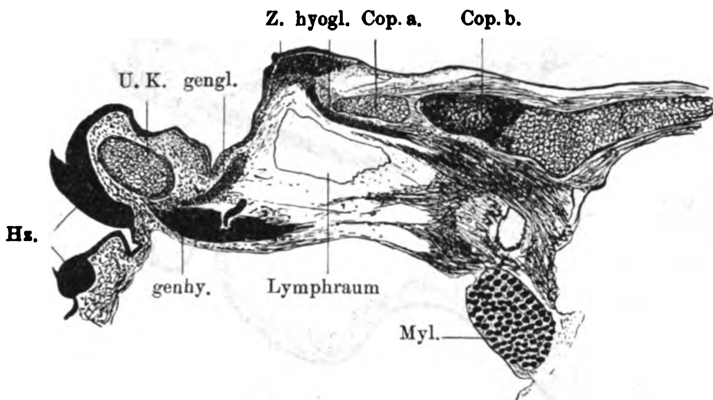
In Stadium II und III ist der Glossopharyngeus etwas weiter nach vorn hin zu verfolgen. Wir sahen, dass der Boden der Mundhöhle mit einer Spitze hervorragt; an dem lateralen Rande dieser Bildung ist der Nervus glossopharyngeus zu finden, dort endet er in der Nähe zweier niedriger Papillen, die am kranialen Ende der Hyoidknorpelanlagen, die sich schon ganz gut differenziert haben, liegen.

In dieser Zeit lässt sich auch schon der kaudokranialwärts vorwachsende Musculus geniohyoideus erkennen, der neben der Mittellinie als im Querschnitt rundlicher Strang liegt. In das kaudale Ende dieses Muskels tritt der Nervus hypoglossus ein, geht aber nicht mit nach vorn, wenigstens nicht so, dass ein irgendwie erheblicher Strang nach vorn zu verfolgen wäre. Wahrscheinlich, sogar ziemlich sicher, laufen Achsencylinder in dem Muskel nach vorn zu den vorderen Muskelfasern, aber diese sind natürlich bei den gewöhnlichen, nicht spezifischen Färbungen nicht zu erkennen.

Im Stadium V tritt der N. glossopharyngeus viel weiter nach vorn, zu jener Stelle, die oben schon als Zungenanlage gedeutet worden war; er endet nämlich unter der Stelle, an der sich die hohen schlanken Papillen befinden, die am oralen Anfang der Zungenanlage stehen; er tritt also schon zu einer Gegend,

die später Zunge wird, während er vorher weit hinter dieser Gegend endete. Über sein weiteres Verhalten ist nun nicht mehr viel zu sagen, denn seine einzelnen Äste wurden nicht im speziellen verfolgt.

Der Nervus hypoglossus tritt in den Musculus geniohyoideus ein und ist etwas weiter als im vorigen Stadium nach vorn zu verfolgen. Auf Medianschnitten ist nun besonders deutlich zu sehen, dass feine Zellreihen untermischt mit feinen Fasern unter der



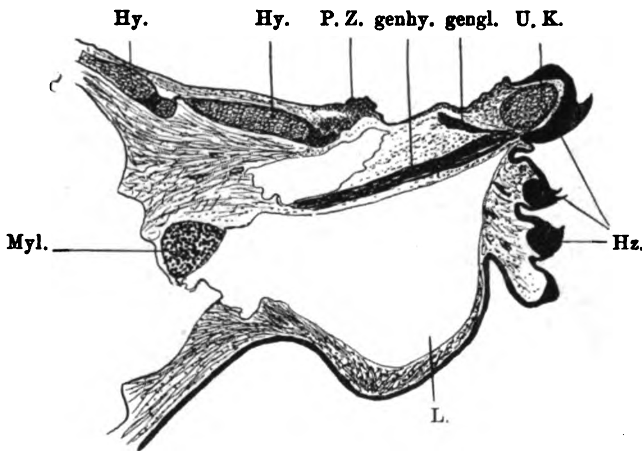
Textfigur 24.

Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII) dicht neben der Mittelinie. Zungenanlage (Z.) nach vorn gut, nach hinten nicht abgegrenzt. Einstrahlung der Anlage des Musculus hyoglossus (hygl.) in die Zunge. Der sonst (cf. Textfig. 22) vor der Zunge liegende Wulst liegt hier etwas nach unten, in ihn strahlt die Anlage des Musculus genioglossus (gengl.), der an der Stelle entspringt, wo der Musculus geniohyoideus ansetzt (genhy.). In letzteren Muskel tritt der Nervus hypoglossus ein. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. Hz. Hornzähne. Die äussere Haut der Unterseite des Unterkiefers ist nicht gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1 : 30.

Copula a entlanglaufen, um dann aufwärts stark umzubiegen und in die Zungenanlage auszustrahlen (Textfigur 24). Verfolgt man diese Reihen und Fasern kaudalwärts, dann gehen sie ganz spitzwinklig an die obere, der Mundhöhle zugewendete Seite des M. geniohyoideus und vereinigen sich dann mit Fasern, die dem N. hypoglossus angehören. Es stellt sich also heraus, dass ein Bündel von Fasern und Zellen, die vom M. geniohyoideus stammen oder wenigstens mit ihm zusammenhängen,

in die kaudal ein Ast des N. hypoglossus eintritt, in die Zungengegend gelangt. Zum Teil ist es schwer, ja sogar unmöglich die Muskelfasern von den Nervenfasern zu unterscheiden. Dass es sich hier um die Anlage des Musculus hyoglossus handelt, ist leicht durch Verfolgung späterer Stadien zu entscheiden. Natürlich ist dieser Muskel paarig und tritt von jeder Seite unter der Copula hervor, um in die Zunge auszustrahlen.



Textfigur 25.

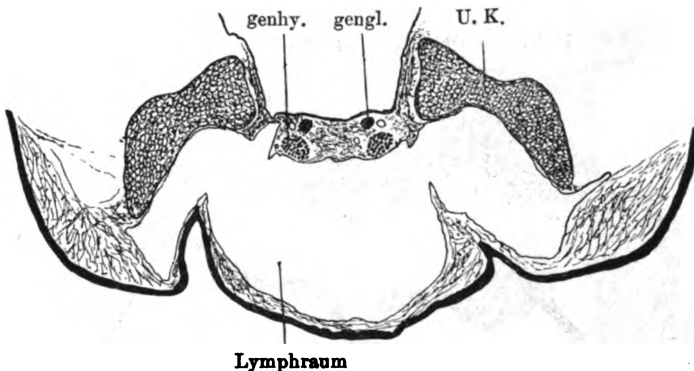
Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII). Der Schnitt ist neben der Medianebene geführt, so dass die Zungenanlage (P. Z.) nur angeschnitten ist. Drei Gruppen von Hornzähnen (Hz.) liegen vor, hier auch unter dem Unterkiefer (U. K.) in der unteren Wand des rüsselförmig verlängerten Mundeinganges. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Musculus geniohyoideus. gengl. Anlage des Musculus genioglossus, der in ganzer Ausdehnung längs getroffen ist, und zu einem kleinen vor der Zunge gelegenen Wulst hinzieht, das Epithel aber noch nicht erreicht hat. Hy. Zungenbein. L. Lymphraum

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Auch die Anlage des M. genioglossus ist jetzt zu sehen. Auch er entwickelt sich aus dem M. geniohyoideus. Man sieht nämlich dorsal von der Stelle seines Ansatzes an dem Unterkieferknorpel einen Strang von Zellen spitzwinklig entspringen, der in fast unverminderter Stärke nach dem Mundboden hinzieht, aber nicht in die primäre Zunge einstrahlt, sondern mit kolbenförmiger Verdickung in dem vor der Zunge gelegenen schon beschriebenen Wulst

endet (Textfigur 25). Die Ausdehnung dieser Anlage, auf Querschnitten gemessen, beträgt ungefähr 90 μ. Sie besteht aus rundlichen, dicht neben einander liegenden Zellen, die auf dem Längsschnitt schon eine Anordnung in eben erkennbaren Reihen zeigen. Muskelfasern selber sind aber noch nicht zu sehen, während der Geniohyoideus schon deutliche Fasern enthält.

Ebenso sind noch keine Nervenfasern histologisch in dieser Anlage differenzierbar. Während die Anlage des M. hyoglossus



Textfigur 26.

Querschnitt durch den vordersten Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium V) vor der Zungenanlage. U. K. Unterkieferknorpel. gengl. Anlage des Musculus genioglossus. genhy. Musculus geniohyoideus. Die Anlage des Musculus genioglossus ist nahe an ihrem aboralen Ende getroffen. Die untere schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut.

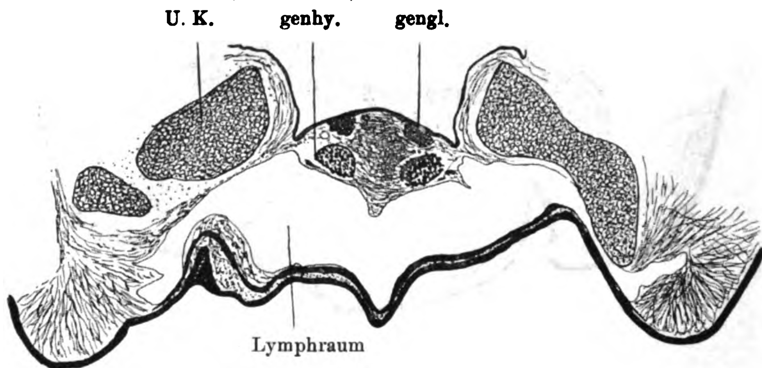
Vergrösserung ca. 1 : 20.

von Anfang an aus feinsten Fasern besteht, neben denen Zellkerne liegen, die offenbar langgestreckten Zellen angehören, besteht die Anlage dieses Muskels, dessen Beziehungen zur Zunge wir allerdings noch erst kennen lernen müssen, zunächst aus Zellhaufen oder Zellreihen, ohne dass erhebliche Mengen von Fasern sichtbar sind.

Die Entfernung des zungenwärts gerichteten Teiles dieser Anlage von dem Epithel des Mundbodens ist an der Textfigur 26 zu erkennen.

Bei etwas älteren Larven Std. VIII erreicht dann diese Muskelanlage das Epithel des Mundbodens, nimmt an Dicke nicht unbedeutend zu, aber noch keine Faser ist in die Zunge hinein zu verfolgen (Textfigur 27).

Über den N. glossopharyngeus ist nun, nachdem wir sein Eintreten in die Zunge schon konstatiert hatten, nicht sehr viel mehr zu sagen. Er nimmt natürlich stark an Fasermasse und an Ästen innerhalb der Zunge zu, sodass reichliche feine Äste von ihm in allen späteren Stadien gefunden werden.



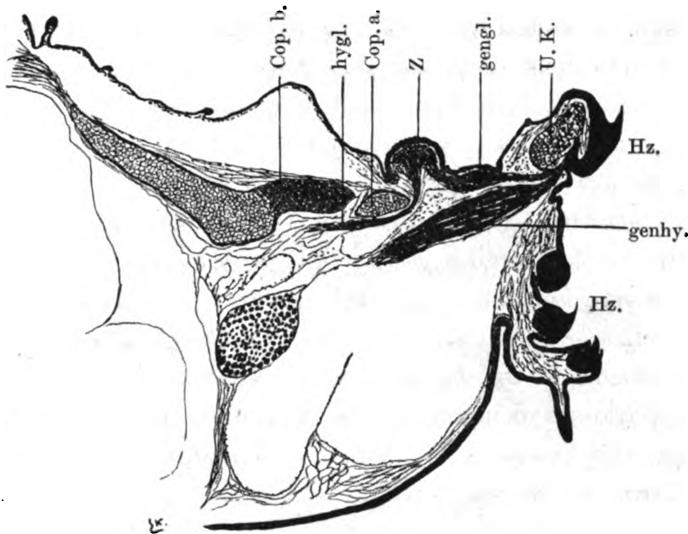
Textfigur 27.

Querschnitt durch den vor der Zunge gelegenen Wulst einer Alyteslarve (Stadium X). Direkt unter dem Mundhöhlenepithel liegt das zungenwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus genioglossus (gengl.), unter der der Querschnitt des Musculus geniohyoideus (genhy.) sichtbar ist. U.K. Unterkieferknorpel. Die untere dicke schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut der Unterseite des Unterkiefers.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Den N. hypoglossus sahen wir in den hinteren Teil der Anlage des M. hyoglossus eintreten. Mit dem Zunehmen der Fasermasse dieses Muskels, der aber immer noch nicht deutlich quergestreifte Muskelfasern enthält, während z. B. andere Zungenbeinmuskeln deutlich ausgebildete Fasern besitzen, wächst auch sein Volumen und er ist dann auch zungenwärts deutlicher differenzierbar und allmählich mit dem Muskel in die Zunge hinein zu verfolgen.

Die Fasern des N. hypoglossus, die man in dem M. geniohyoideus nach vorn verlaufen sieht, entsenden am Kieferende dieses Muskels einen starken Ast, der im spitzen Winkel scharf umbiegend dorsalwärts in die Anlage des M. genioglossus hineingeht (Std. V). Dieser Ast geht also in die Muskelanlage lange vorher, ehe sie die Zunge selbst erreicht hat.



Textfigur 28.

Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch das vordere Ende des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI). Musculus hyoglossus (M. hygl.) und Musculus genioglossus (gengl.) beginnen in die Zungenanlage (Z.) einzustrahlen. Zunge nach vorn und hinten gut abgegrenzt, aber der Wulst vor der Zunge ist noch zu erkennen; in ihm lag das ursprüngliche Ende der Anlage des Musc. genioglossus, dessen Verdickung immer noch zu erkennen ist. U. K. Unterkiefer. 'genhy. Musc. geniohyoideus. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Hz. Hornzähne.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Die Anlage des M. genioglossus ist noch im Stadium VI, entfernt von der Zunge, als am Ende kolbig verdickter Strang von ca. 450 μ Länge, der dicht unter dem Epithel aufhört, zu finden.

Aber im nächsten Stadium (XI) beginnt von jenem dicken zungenwärts gerichteten Ende aus bereits das Einwachsen von Fasern in die Zunge. Textfigur 28 zeigt die beiden

Muskeln, den Hyoglossus und den Genioglossus in die Zunge einstrahlen. Der Genioglossus zeigt vor der Zungenanlage deutlich die starke Verdickung, die sein früheres Ende darstellte; auch der dortliegende Wulst ist noch zu erkennen.

Der Nerv des Musculus genioglossus ist noch nicht in die Zunge hinein zu verfolgen.

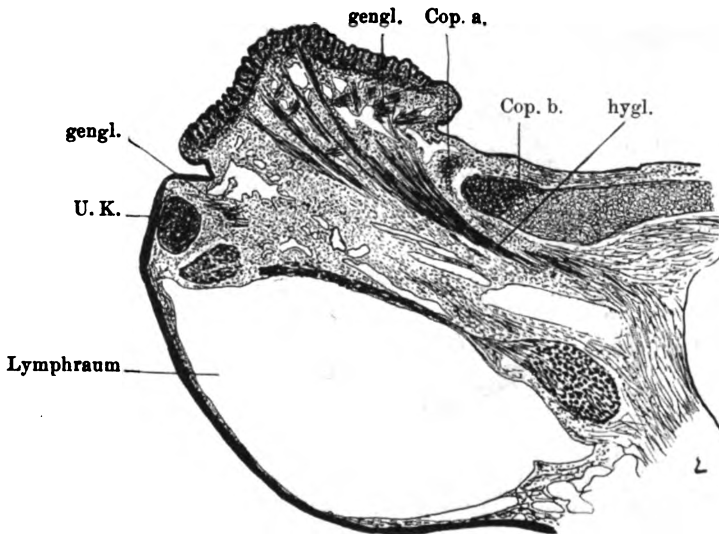
Wenn wir nun eine ältere Larve auf diesen Muskel hin ansehen, so finden wir, dass der vor der Zunge liegende Wulst des Mundbodens nicht mehr so deutlich von der Zunge selbst abzugrenzen ist, sondern in den vordereu Abschnitt der Zunge mit hinein gezogen ist. Beim Vergleich der Textfigur 28 mit der Nr. 23 wird dies Verhältnis klar werden. Der Vorzungenwulst ist zum vorderen Abhang der ziemlich stark in die Mundhöhle hineinragenden Zunge geworden. Zugleich ist der mittlere angeschwollene Teil des M. genioglossus geschwunden; letzterer zieht jetzt ähnlich wie der Hyoglossus gleichmässig ausstrahlend in die Zunge hinein. Nun ist auch der Ast des N. hypoglossus deutlich an der ventralen Seite dieser Muskelanlage weit hinein in die Zunge zu verfolgen. Dadurch, dass die Kerne des Nerven rundlich oder stumpf elliptisch sind, wird die Unterscheidung von den länglichen Muskelkernen etwas erleichtert; denn immer noch nicht sind isolierbare Muskelfasern mit Querstreifung in der Zungenmuskulatur zu sehen, wenn auch die bisher vorhandenen Zellreihen von feinen Faserchen abgelöst sind.

Die Entwickelung des M. genioglossus erklärt uns also das Verschwinden der Falte, die den vor der Zunge gelegenen Wulst ursprünglich von dem vorderen Ende der Zungenanlage trennte. Die in diesem Wulst anfänglich endende Muskelanlage drängt im Weiterwachsen, indem die Fasern nach der Zunge hin streben, die Faltenbucht in die Höhe und lässt die Falte selbst verschwinden.

Wenn wir Muskelanlage mit Muskel identifizieren dürften, so könnten wir sagen, ein Muskel der ursprünglich am Mund-

boden endete, wächst allmählich in die Zunge hinein, indem zugleich dieser Teil des Mundbodens mit zur Zungenbildung verwendet wird. Wie nahe die Zunge am Ende der Metamorphose an den Unterkiefer grenzt, demonstriert sehr deutlich die Textfigur 29.

Zu dieser Zeit beginnt noch eine bemerkenswerte Einrichtung der ausgebildeten Zunge sich zu entwickeln.



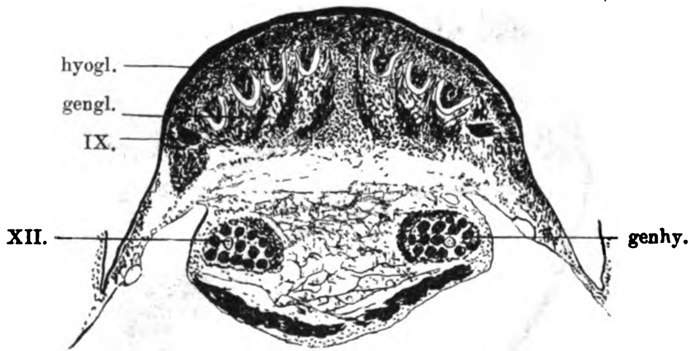
Textfigur 29.

Medianschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer (mit äusserer Haut) einer Alyteslarve (Stadium XIV). Der Wulst vor der Zunge ist nicht mehr zu sehen, ist also vollkommen in den vorderen Teil der Zunge mit hineinbezogen. So ist die Zunge viel näher dem Unterkiefer (U. K.) gerückt. Die einstrahlenden Bündel des Muscul. hyoglossus (hygl.) sind von Lymphräumen begleitet. Nur geringe Teile des Musculus genioglossus sind zu sehen. Vor der Copula b (Cop. b) liegt der ganz rudimentäre Rest der Copula a (Cop. a).

Vergrösserung ca. 16 fach.

Die grossen Lymphräume, die sich unter dem Zungenbeine und der Kiemenkiefermuskulatur schon frühzeitig finden, fangen jetzt an in die Zunge vorzuwachsen. Sie dringen dort entlang den einstrahlenden Bündeln des M. hyoglossus hinein, was man namentlich deutlich auf Sagittalschnitten verfolgen kann (Textfigur 29).

Die einzelnen Bündel dieses Muskels werden in regelmässigen Abständen von der ventralen Seite her in Lymphräume eingebettet, sie tauchen also dorsalwärts mit dem Gewebe des Zungenrückens zusammenhängend in Lymphspalten ein, wie ein Querschnitt in Textfigur 30 gut demonstriert. Da nun die Faserbündel des M. genioglossus sich regelmässig mit denen des Hyoglossus verflechten, so stossen diese — wenn man den Vergleich mit serösen Häuten machen will — an das parietale Blatt der Lymphspalte und sind also auch seitlich von diesen Räumen



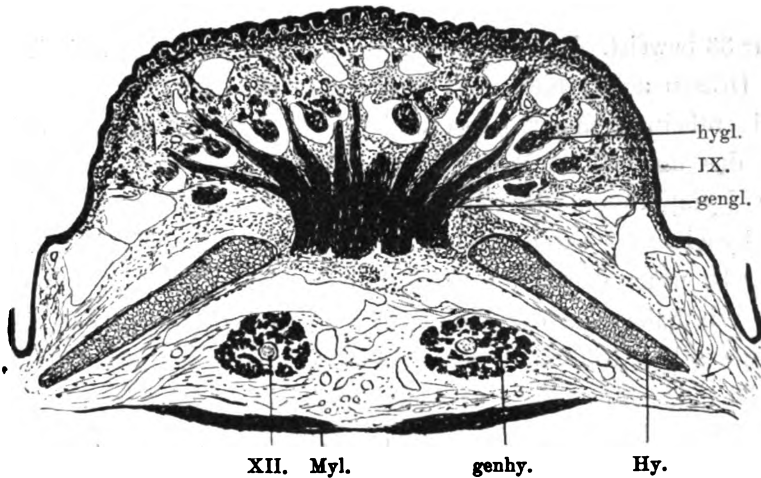
Textfigur 30.

Querschnitt durch die Zungenanlage einer Alyteslarve (Stadium 12). Das Epithel der Zunge ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. In der Zunge sind Querschnitte von Muskelfaserbündeln gezeichnet, die ventral von Lymphräumen bekleidet sind, diese gehören dem Muscul. hyoglossus an (hyogl.); die Schrägschnitte von Muskelbündeln, die von unten her in die Zunge einstrahlen, gehören dem Musc. genioglossus (gengl.) an. IX Nervus glossopharyngeus. Genhy. Musc. geniohyoideus, der im Innern seinen Nervenast vom N. hypoglossus enthält (XII).

Vergrösserung ca. 1 : 35.

begrenzt; eigene Räume haben diese Faserbündel nicht, sie liegen nur zwischen den Räumen, die mit dem Hyoglossus hineingewachsen sind. Erst in späten Stadien findet man auch dorsal von diesen Räumen andere Lymphgefässe, die unmittelbar unter dem Zungenrücken liegen. Dann kann es wohl auch vorkommen, dass Hyoglossusbündel vollkommen frei im Lymphraum eingeschlossen liegen, wie Textfigur 31 zeigt.

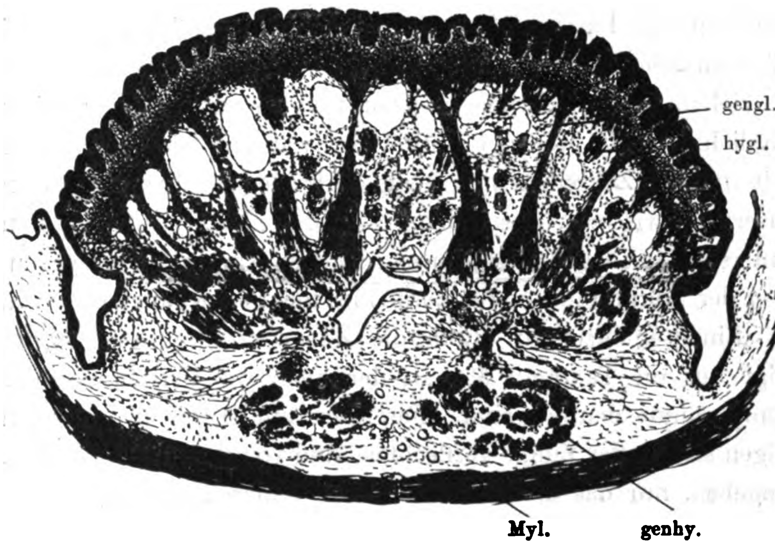
In der Zunge des erwachsenen Tieres liegen dann schliesslich alle Muskelbündel von Lymphe rings umflossen, wie die Text-



Textfigur 31.

Querschnitt durch den weiter hinten gelegenen Teil der Zunge einer Alyteslarve (dasselbe Exemplar wie Textfigur 32) (Stadium XV). Besonders gut ist das Einstrahlen der Bündel des Muscul. genioglossus (gengl.) zu sehen und die Lymphräume, die ventralwärts die Bündel des Hyoglossus (hygl.) umgeben. Hy. Hyale. genhy. Musc. geniohyoideus, in dem der M. hypoglossus liegt (XII). Unten ist der hintere Rand des Musc. mylohyoideus angedeutet.

Vergrösserung ca. 40fach.



Textfigur 32.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge einer Alyteslarve (Stadium XV). Das Epithel mit den Drüsenanlagen ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dem Epithel liegt eine sich eng verflechtende Lage von Muskelfasern, in die die aufsteigenden Fasern des Muscul. genioglossus einstrahlen (gengl.). Dazwischen liegen Lymphräume und die quer getroffenen Bündel der Muscul. hyoglossi. Unter der Zunge liegen jederseits die Bündel der Muscul. geniohyoidei (genhy.) und die Musc. mylohyoidei, die nicht vollständig gezeichnet sind.

Vergrösserung ca. 45fach.

figur 33 beweist. Nur die Fasern, die am Zungenrücken zwischen die Drüsen ausstrahlen, sind direkt vom Bindegewebe umgeben und entbehren dieser eigentümlichen Lymphspalten. So weit ich das an meinen Präparaten entscheiden konnte, stammen alle Lymphräume der Zungenmuskulatur von den mit dem M. hyoglossus einwandernden ab, auch die, die sich in Textfigur 32 unter dem Zungenrücken befinden.

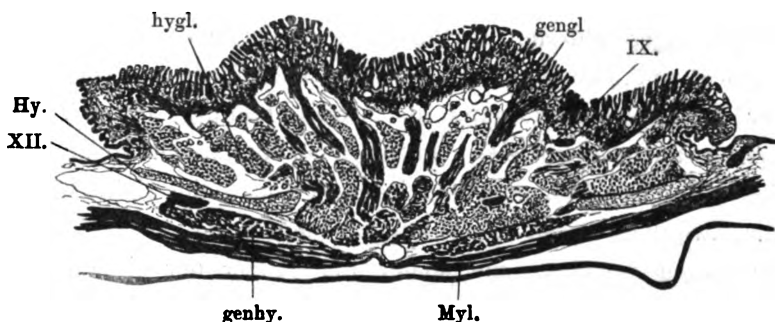
Wir haben bei der Schilderung dieses Lymphapparates der Zunge schon Rücksicht genommen auf die entwickelte Zunge, obgleich die Muskulatur so weit noch nicht verfolgt war. Dies wäre noch kurz nachzuholen. Die Querstreifung der Zungenmuskulatur wird erst bei vierbeinigen Larven am Ende der Metamorphose deutlich, ungefähr auch zu der Zeit, wenn sich das rüsselförmige Maul der Quappe in die breite Mundspalte des ausgebildeten Tieres umwandelt.

Jüngere vierbeinige Larven zeigen zuerst nur vereinzelt quergestreifte Fasern; aber auch ohne diese sind schon bei früheren Stadien die Muskelfasern als solche zu erkennen, da sie viel mehr Protoplasma besitzen und so schon eine gewisse Ähnlichkeit mit Muskeln aufweisen, während sie doch lange Zeit nur aus Zellreihen mit wenigen, bindegewebig aussehenden Fasern dazwischen, bestanden. Auf die nicht uninteressanten Unterschiede in der Histiogenese der Zungenmuskulatur gegenüber der Körpermuskulatur kann hier nicht eingegangen werden.

Einen Querschnitt durch die Zunge eines grossen Alytes zeigt uns die Textfigur 33, an der auch die Verhältnisse der Lymphräume deutlich sind. Fast alle Bündel, die in grösseren Zügen sich in der Zunge verflechten, sind von derartigen Räumen umgeben, nur das dichte Geflecht von feineren Fasern, die im Zungenrücken unter und endlich auch zwischen den Drüsen liegen, entbehren derartige Räume.

Bis auf die angedeuteten Unterschiede zeigt die Zunge des erwachsenen Tieres auch keine besonderen Umwandlungen mehr.

Die beiden Hauptmuskeln, der Hyoglossus und der Genioglossus zerfallen in der Zunge in viele von einander getrennt verlaufende Bündel und Fasern, die sich mit einander und mit denen der anderen Seite reichlich verflechten, sodass an keiner Stelle die Andeutung eines Septum linguae vorhanden ist. Auch an dem Genioglossus, der, wie wir sehen werden, bei anderen Anuren verschiedene gut abgrenzbare Portionen aufweist, kann man ohne Zwang keine anderen Fasern nachweisen, als die, die sich in der angegebenen Weise in der Zunge verteilen; vor allem gehen von ihm keine Fasern zu dem nicht zur Zunge gehörigen



Textfigur 33.

Querschnitt durch die Mitte der Zunge des ausgewachsenen Alytes. Das Epithel mit den Drüsen ist einfach schwarz gezeichnet. Unter dieser Schicht liegen die sich verflechtenden Muskelfasern, in die hier die Fasern der Musc. genioglossi einstrahlen. Die quer getroffenen Bündel gehören alle den Musc. hyoglossi an. Lymphräume umgeben alle Bündel von Muskelfasern. Ein Septum linguae ist nicht zu erkennen. Hy. Zungenbein genhy. Muscul. geniohyoideus. Myl. Muscul. mylohyoideus. gengl. Genioglossus. Hygl. Hyoglossus. IX Glossopharyngeus. XII Hypoglossus. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrösserung ca. 10fach.

Mundboden oder zu dem bei Alytes ja auch nur vorübergehend auftretenden sublingualen Wulst.

Bei der Zunge des ausgebildeten Tieres ist unter dem dorsum linguae ebenfalls ein dichter Filz von Muskelfasern sichtbar, von dem aus zwischen die Drüsen der Schleimhaut reichliche feine Fasern ausstrahlen, worauf Gegenbaur auch schon aufmerksam gemacht hat, indem er auf die Bedeutung dieses Umstandes für die allmähliche Muskularisierung der Zunge in der Stammesentwickelung mit vollem Rechte hinwies.

5. Entwickelung der Drüsen.

Die Drüsen treten in der Zunge der ungeschwänzten Amphibien — denn die folgenden Beobachtungen erstrecken sich nicht nur auf Alytes, sondern auch noch auf die anderen untersuchten Anuren — ganz ausserordentlich spät auf. Wie die Textfiguren 29 etc. beweisen, sind Drüsenanlagen als epitheliale solide Einstülpungen erst vom Stadium XIV an zu erkennen, zu einer Zeit also, wo die Larven sich schon ganz am Ende der Metamorphose befinden, wo der Schwanz schon sich zu verkürzen beginnt. Dies ist recht überraschend im Hinblick auf die bei Urodelen geschilderten Verhältnisse, bei denen die Drüsen eher angelegt sind, ehe die Zunge der Form nach fertig ausgebildet ist. Der Entwickelungsvorgang der Drüsenbildung ist durchaus typisch und schliesst sich den sonst bekannten Bildern an. Alle diese tubulösen Zungendrüsen legen sich als solide Epithelzapfen an. Zwischen diesen Einsenkungen bleiben dann die Papillen der Zunge bestehen, die später die Träger der Sinnesorgane sind. Die auf der Zunge in früheren Entwickelungsstufen liegenden knospenförmigen Sinnesorgane verschwinden; ob sie sich in die Endscheiben des ausgebildeten Tieres umwandeln, kann ich nicht entscheiden. Ebenso bilden sich die zum Teil recht hohen, zottenartigen, über das Niveau der Schleimhaut herüberragenden Papillen allmählich zurück.

An der Zunge des Stadium XIV, in dem die Drüsenanlagen im allgemeinen recht wohl ausgebildet sind, fehlen sie nur an dem hintersten Abschnitt des Dorsum linguae, wo sie erst im weiteren Verlauf der definitiven Ausbildung der Zunge allmählich auftreten, denn die vollständig ausgebildete Zunge enthält auf dem ganzen Dorsum linguae Drüsen; aber ich habe beim erwachsenen Alytes doch einen Unterschied in der Form der Drüsen machen können. Während die Drüsen, die zuerst auftreten und fast das ganze Dorsum linguae mit Ausnahme jenes kleinen aboralen

Bezirkes einnehmen, lange, teilweise kolbig verdickte Schläuche bilden, deren Epithelzellen granuliert sind und sich mit Alauncochenille ziemlich intensiv färben, sind die später am hinteren Rande auftretenden Drüsen nicht so tiefe, breitere, mit grösserem Lumen versehene kryptenartige Hohlräume, deren Zellen teilweise ganz helles Protoplasma haben, also den Schleimzellen gleichen und mit langen Flimmerhaaren besetzt sind. Die diese Krypten auskleidende Schleimhaut gleicht durchaus der, die sonst den Boden der Mundhöhle des Tieres überzieht. Flimmerhaare habe ich in den Drüsen der Hauptmasse der Zunge weder in ihren Endstücken noch in ihren Ausführungsgängen finden können. (Vergl. auch die Angaben von Holl 87a über Rana.)

Die Drüsen des hintersten Abschnittes der Zunge unterscheiden sich also nur quantitativ, nicht qualitativ von den secernierenden Elementen des Mundbodens, während die Drüsen der Hauptmasse der Zunge auch qualitativ bemerkenswerte Unterschiede von den erstgenannten zeigen. Die Entwickelung beider Drüsenarten zeigt auch, wie erwähnt, bemerkenswerte Unterschiede, was ich wohl behaupten darf, obwohl ich die aboralen Drüsen nicht genau daraufhin untersuchen konnte, da mir nicht alle Zwischenstadien dafür zu Gebote standen. Immerhin ist das eine schon wichtig genug, dass diese Drüsen zu der Zeit noch nicht vorhanden sind, wo die spezifischen Zungendrüsen schon wohl entwickelt sind. Die Frage liegt nun ausserordentlich nahe: stammen diese eigentlichen Zungendrüsen allein von der Gegend des Larvenmundbodens ab, die bei der Ausbildung des Genioglossus an die primitive Zunge angelegt wird und lassen sich die hinteren kryptenartigen Bildungen von der Schleimhaut der primitiven Zunge ableiten? Diese Möglichkeit, lässt sich nicht ganz von der Hand weisen, wenn man auch nicht verschweigen darf, dass man in späteren Stadien, in denen die definitive Zunge eben ausgebildet ist, kein Mittel finden

kann, die beiden Teile der Zunge anatomisch-histologisch auseinander zu halten. Wenn dem so wäre, dann müsste man doch annehmen, dass der vordere Teil der definitiven Zunge die Überhand über den hinteren gewonnen hat, was immerhin wohl möglich ist. Das einzig sichere Merkmal zur Unterscheidung der beiden zur Zungenbildung verwendeten Mundbodengebiete wäre ein eventuell vorhandener Ductus thyreoglossus, da die mediane Thyreoideaanlage zwischen diesen beiden Gebieten liegen muss. Dieser ist mir bisher aber noch nicht bekannt geworden, auch habe ich in der Litteratur darüber nichts finden können. Für die Vergleichung der Urodelenzunge mit der der Anuren ist diese Frage von Bedeutung, und es wird seiner Zeit darauf noch einmal zurück zu kommen sein.

Bei den Anuren, deren hinterer Zungenrand frei ist (z. B. Rana) und weiter über die Anheftungsstelle als bei Alytes hinüberragt, sind auf dem Zungenrücken nur einheitliche Drüsen zu finden, die den bei Alytes die Hauptmasse der Zungendrüsen bildenden Formen entsprechen. Das scheint nach dem noch zu schildernden Entwickelungsgange wohl verständlich; denn bei diesen Formen muss der ursprünglich hintere Teil der Zunge mit zum Überzug der Unterseite der Zunge verwendet werden.

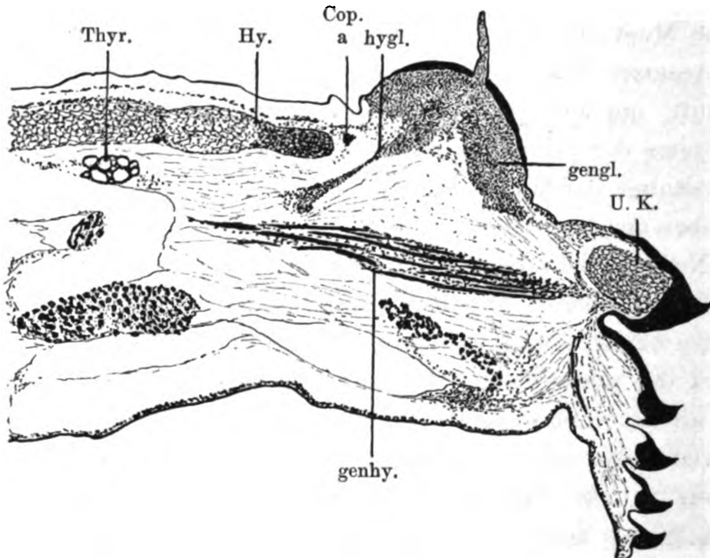
B. Rana temporaria.

1. Die ersten Entwickelungsvorgänge stimmen ausserordentlich genau mit den von Alytes geschilderten Verhältnissen überein. Es erscheint überflüssig, alle Stadien im einzelnen so detailliert zu beschreiben, wie bei jener Species. Am oralen Abschnitt des Mundbodens befindet sich die primitive Zunge, die bei Rana im ganzen breiter zu sein scheint als bei Alytes und ganz vorn auch wieder die äusserst charakteristischen langen Zotten besitzt. Sehr bald sieht man von dem Verlauf des Mus-

culus geniohyoideus feine Fasern als Anlage des Hyoglossus in die Spitze der primitiven Zunge hineinstrahlen (cf. Textfigur 34). Zu dieser Zeit ist ein ziemlich breiter Teil des Mundbodens zwischen diesem eben geschilderten Teil der Zungenanlage und dem aboralen Rande des Unterkiefers als ziemlich ebenes Feld, ähnlich wie bei Alytes vorhanden, zu dem allmählich eine dünne Muskelanlage sich hinbegiebt, die von dem dorsalen Teil des Ansatzes des Geniohyoideus entspringt und zum Epithel verläuft, um dort in dem beschriebenen Schleimhautgebiet vor der Spitze der primitiven Zunge zu enden. Über die genaueren Verhältnisse der Muskulatur kann ich hier keine weitergehenden Angaben machen als bei Alytes.

Nun vollzieht sich genau dasselbe, was wir bei Alytes beobachten konnten. Mit dem Stärkerwerden der Muskelanlagen, das bei beiden Zungenmuskeln gleichen Schritt hält, wird jener Bezirk der präcopularen Schleimhaut stark gehoben und legt sich an das vorspringende orale Ende der Copula oder der primitiven Zunge an. Damit strahlt dann auch der Musculus genioglossus in die Fasermasse des Hyoglossus aus. Eigentliche Muskelfasern sind in den Zungenmuskelanlagen noch nicht zu finden, während z. B. der Musculus genioglossus schon wohldifferenzierte derartige Fasern enthält. Ein Stadium im Sagittalschnitt von einer Larve von Rana temporaria, das uns das Einstrahlen des Musculus hyoglossus und des Musculus genioglossus zeigt, ist in der Textfigur 34 abgebildet. Das ursprüngliche Ende der primitiven Zunge ist hier wieder, ganz ähnlich wie dies bei Alytes geschildert wurde, markiert durch einige besonders hohe Zotten (cf. Figur). Diese kommen uns hier recht gut zu statten, um die für die Zungenbildung verwendeten Bezirke des Mundbodens abzugrenzen: aboralwärts von der Zotte liegt das Gebiet der primitiven Zunge, oralwärts davon das in den Buckel der Zunge hineingewölbte Gebiet des präcopularen Mundbodens.

Nun hat Rana eine Zunge ganz ähnlich der, die wir bei Alytes gefunden haben (cf. Textfigur 23), nicht nur bei den Larven von Alytes, sondern auch bei dem erwachsenen Tier, denn dieses hat eine fast überall festgewachsene Zunge, die sich nur pilzförmig über die Unterlage erhebt. Die weitere Ent-



Textfigur 34.

Sagittalschnitt durch den Mundboden und die Zungenanlage einer Larve von Rana temporaria, deren Körperlänge 12 mm beträgt, deren Hinterbeine im Vorsprossen begriffen sind. Auf der stark gewölbten Zunge sitzt die mehrfach erwähnte lange Papille, die das vorderste Ende der „primitiven" Zunge markiert. In die Zunge, die noch mit der ganzen Unterfläche dem Mundboden aufsitzt, strahlen die Anlagen der Musculi genioglossi und hyoglossi ein (gengl. hygl.). Hy. Hyale mit der Pars reuniens. Cop. a die rudimentäre Copula a. genhy. Musculus geniohyoideus. Thyr. Glandula thyreoidea. U. K. Unterkiefer. Dieser und der unter ihm lang herabhängende Zipfel, der den rüsselförmigen Mundeingang ventral begrenzt, tragen die Hornzähne. Die weiss gelassenen Stellen in der Abbildung sind Lymphräume.

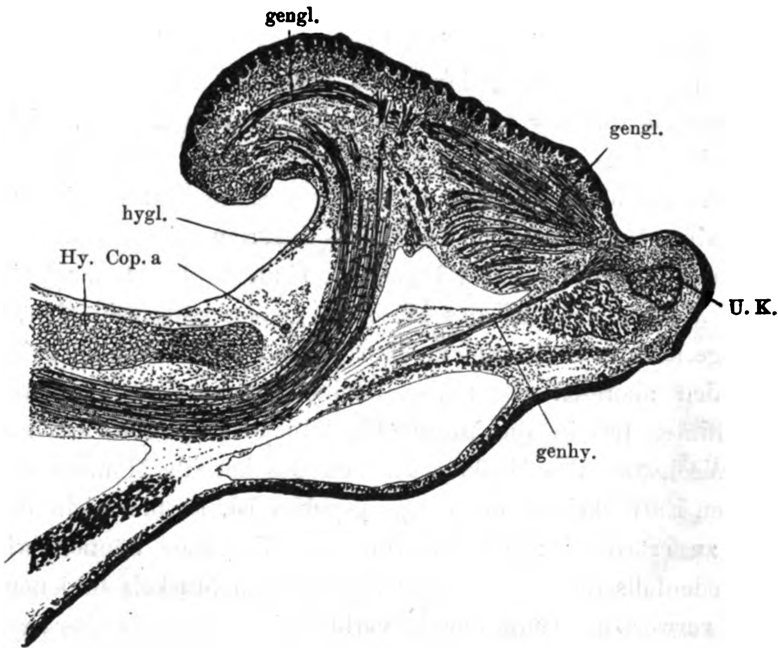
Vergrösserung 1 : 33.

wickelung der Zunge von Rana muss ich nun wesentlich von der von Alytes unterscheiden, denn die definitiven Formen sind bei beiden Species ja ausserordentlich different.

Dass die langen Zotten verschwinden, ist selbstverständlich, denn wir sehen bei ausgebildeten Tieren nichts davon; ebensowenig wie bei Alytes. Der wichtigste Punkt bei der Weiter-

entwickelung der Zunge von Rana ist der, dass die Stelle, die von der rundlichen Zunge eingenommen wird (Textfigur 34), beim ausgebildeten Tier, wie leicht verständlich, dem angewachsenen Teile der nach hinten frei in die Mundhöhle hineinragenden Zunge entspricht. Danach muss also die Ausbildung der Zunge im wesentlichen fernerhin ein Wachstum der rundlichen Anlage nach hinten hin zeigen. Dass diese Annahme, die man a priori beim Vergleichen des Entwickelungsstadiums der Textfigur 34 und der ausgebildeten Zunge machen kann, wirklich richtig ist, lehrt die Durchmusterung einer Serie von verschiedenen Stadien, die sich an das eben erwähnte anschliessen. Successive kann man an Sagittalschnittserien, die zu diesem Zwecke fast ausschliesslich brauchbar sind, beobachten, wie in der Wachstumsrichtung des Musculus genioglossus sein aboralwärts gerichtetes Ende den an ihm liegenden Schleimhautbezirk über den aboralen Rand der buckelförmigen Zunge hinaus nach hinten frei in die Mundhöhle hinein vorschiebt. Ob mit dem Wachstum des Muskels wirklich das kausale Moment der weiteren Entwickelung der Zunge gegeben ist, ist hier nicht der Platz zu erörtern; zur Schilderung der Vorgänge können wir aber jedenfalls dies Verhalten des genannten Muskels in jenem Sinne verwerten. Ganz analog verhält sich der Musculus hyoglossus, nur, dass natürlich seine Fasermasse nicht in der Wachstumsrichtung der Textfigur 34 weiterwächst, sondern mit dem bei weitem grössten Teile seiner Fasern aboralwärts umgebogen wird. Ein Stadium der Zungenentwickelung dieser Zeit demonstriert die Textfigur 35, so charakteristisch, dass es überflüssig erscheint, auf sämtliche Zustände, die sonst noch beobachtet wurden, genauer einzugehen. In dieser Abbildung ragt bereits ein hakenförmig umgebogenes aborales Stück der Zunge über den mit dem Mundboden verbundenen Teil der Zunge nach hinten. In diesen Zipfel strahlen bedeutende Massen von Fasern beider Zungenmuskeln nach und nach immer mächtiger hinein.

Die bei der ausgebildeten Zunge so verwirrende Durchkreuzung der Fasern beider Muskeln beginnt auch schon deutlich zu werden (vergleiche auch Textfigur 36) und ist, soweit möglich, auch bei dieser Schnittrichtung zu erkennen. Der Hyoglossus kommt unter der Copula des Hyobranchialskelettes hervor, biegt



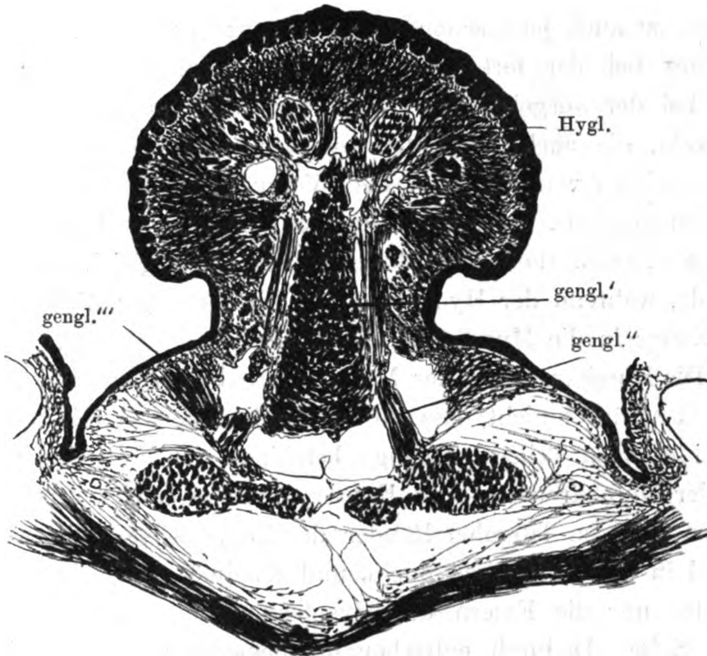
Textfigur 35.

Sagittalschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer etc. von einer zweibeinigen Larve von Rana temporaria. In die aboral schon ziemlich weit frei hervorragende Zunge strahlen die Musculi hyoglossi (hygl.) und genioglossi (gengl.) hinein. Vor dem Hyale (Hy.) liegt die Pars reuniens und die ganz rudimentäre Copula a. Die Lymphräume sind ganz frei gelassen. genhy. Musculus geniohyoideus. U. K. Unterkiefer. Auf der ganzen Oberfläche der Zunge sind die Drüsenanlagen bemerkbar.

Vergrösserung 1 : 33.

im aboral konvexen Bogen rechtwinklig um, und dann strahlen seine Fasern, im Gebiet der Zungenanlage angelangt, weiter umbiegend aboralwärts in den Zipfel aus, während die ursprünglich ventral gelegenen Fasern direkt aufsteigen, oder auch etwas schräg nach vorn zur Zungenoberfläche hin verlaufen. Der Musculus

genioglossus lässt auch auf dieser Abbildung zwei, auf der Textfigur 36 (Näheres darüber unten) dagegen drei Portionen erkennen, deren Verhalten natürlich bei der Durchmusterung der ganzen Serie noch deutlicher wird. Die eine bleibt dem früheren Zustand gemäss an den lateralen Gebieten der Schleimhaut des



Textfigur 36.

Querschnitt durch die Zunge (angewachsener Teil) und den darunter liegenden Teil des Mundbodens einer dreibeinigen Larve von Rana temporaria. Die pilzförmige Zunge zeigt auf ihrer Oberfläche zahlreiche Drüsenanlagen. Unter diesen liegt ein dichter Filz von Muskelfasern. Hygl. Bündel des Musculus hyoglossus, daneben und darunter Lymphräume. gengl.', gengl.'', gengl.''' die drei im Text erwähnten Portionen des Musculus genioglossus. Am Mundboden die Musculi geniohyoidei und mylohyoidei.

Vergrösserung 1 : 50.

Bodens der Mundhöhle liegen (Textfigur 36 gengl.'''), während seine Hauptmasse, entsprechend der Verlaufsrichtung der Fasern, zu dem aboralen Teil der Zunge hinstrahlt, und dort unter der Schleimhaut endet. Dieser Zungenteil des Muskels besteht zum Unterschied von Alytes aus zwei Abteilungen: einer medianen,

die mit der der anderen Seite zu einer untrennbaren, im Querschnitt (cf. Textfigur 36 gengl.') dreiseitigen Masse verschmolzen ist, aus der reichliche Mengen von Fasern in die Zunge hineinstrahlen, und je einer davon lateral liegenden (gengl.'') schmäleren Partie, die mehr zu den Seitenrändern der Zunge geht. Dass die Muskelfasern der rechten Seite in die der linken übergehen, ist auch jetzt schon nachzuweisen; in verstärktem Masse ist dies bei der fortschreitenden Entwickelung und namentlich bei der ausgebildeten Zunge der Fall. Die Funktion der Muskeln, die auch durch Reizung der überlebenden Muskeln nachgewiesen wurde, ist aus dem Verlaufe leicht zu verstehen: der Genioglossus, der ausserordentlich kräftig wirkt, krümmt die Zunge dorsalwärts um und schleudert sie zugleich aus dem Munde, während der Hyoglossus, die Krümmung aufhebt, und die Zunge in die Mundhöhle zurückzieht.

Die Durchkreuzung der Muskelfasern beider Zungenhälften erlaubt natürlich nicht, dass ein Septum linguae zustande kommt. Die hintersten Teile der Zunge beteiligen sich weiterhin nicht an der Durchkreuzung der Fasern, denn es wachsen nun die beiden hinteren lateralen Ränder der Zunge selbständig weiter aboral in die Mundhöhle hinein, und erhalten, soweit ich sehen konnte, nur die Fasern des Hyoglossus und Genioglossus je einer Seite. Dadurch entstehen die bekannten hinteren Zipfel der Froschzunge. Diese sind also nicht etwa auf eine paarige Anlage des Organes zurückzuführen, sondern sind sekundäre Erscheinungen, die wohl mit der paarigen Anlage der Zungenmuskel zusammenhängen; auch sie werden, wenn man so sagen darf, durch die aboralwärts wachsenden Muskel vorgestülpt.

Somit wäre die Form und die Muskulatur der Froschzunge klargestellt, soweit sie sich von der Zunge von Alytes unterscheidet; eine Ähnlichkeit beider besteht noch darin, dass auch die lateralen Bezirke der Froschzunge pilzförmig über den festgewachsenen Teil hinüberragen. Dies brauchte nicht erst er-

wähnt zu werden, wenn nicht diese Pilzform bei Rana noch stärker ausgebildet wäre. Ausgezeichnet demonstriert dies die Textfigur 36, die von einer dreibeinigen Froschlarve stammt Der Stiel des Pilzes ist bei Rana viel schlanker als bei Alytes, bei dem der ganze Mundboden fast von dem Stiel eingenommen wird; hier bleibt beiderseits ein ziemlich bedeutender Teil des Mundbodens frei von der Zunge.

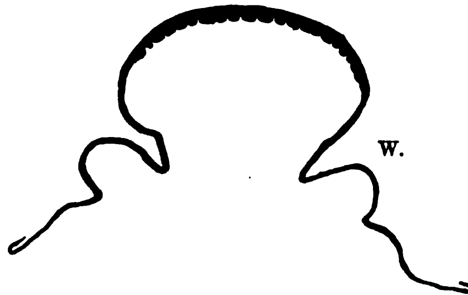
Das Hyobranchialskelett ist durch die mehrfach erwähnte Arbeit von Gaupp genau bekannt. Es unterscheidet sich von Alytes fast allein dadurch, dass die Copula a ganz rudimentär ist und nur kurze Zeit bestehen bleibt. Im übrigen sei auf die Darstellung von Gaupp verwiesen. (cf. Textfigur 34 u. 35 cop. a.)

Die Entwickelung der Nerven, Lymphräume etc. ist durchaus den Vorgängen bei Alytes ähnlich.

Über die Anlage der Drüsen ist ebenfalls auf die gleichen Verhältnisse bei Alytes zu weisen. Die Textfiguren 35 und 36 zeigen erste Drüsenanlagen.

2. Es ist von Interesse hier bei Rana sich noch nach jener sublingualen Wulstbildung umzusehen, die bei Alytes rudimentär ist, und während des Entwickelungsganges sogar fast vollkommen wieder verschwindet. Bei einer Larve von Rana temporaria, die zwei grosse Hinterbeine besass, zeigt eine Querschnittsserie nun deutlich neben dem angewachsenen Stiel der pilzförmigen Zunge je eine rundliche quergetroffene Falte (cf. Textfigur 37a), die weiter aboralwärts eine beträchtliche Strecke hin noch zu verfolgen ist, dann aber allmählich verstreicht, und sich nicht mehr vom Niveau des Mundbodens abhebt. Besonders wichtig ist, dass in die Schleimhaut dieser Falte eine Portion des Musculus genioglossus hineingeht, natürlich die, die, wie vorher erwähnt, in den Mundboden ausstrahlt. In der Textfigur 36 ist diese Portion mit gengl.''' bezeichnet; dort sind aber die beiden sublingualen Falten schon fast ganz wieder verstrichen, nur auf der rechten Seite ist noch eine Andeutung davon vorhanden.

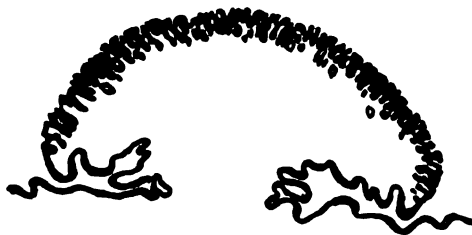
Bei älteren Stadien zeigt sich dann immer deutlicher das vollständige Verschwinden der Falte, wie die Konturzeichnung in Textfigur 37 b beweist, die den Querschnitt des angewachsenen Teiles der Zunge und des Mundbodens eines eben fertigen



Textfigur 37 a.

Umrisszeichnung des Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge einer Larve von Rana temporaria, die zwei lange Hinterbeine hat, zur Demonstration des vorübergehenden Wulstes (W.) (cf. Textfigur 36), auf dem die pilzförmige Zunge sitzt. Auf dem Zungenrücken die ersten Drüsenanlagen.

Vergrösserung ca. 1:30.



Textfigur 37 b.

Umrisszeichnung eines Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge eines eben fertigen Frosches (Rana temporaria). Der sublinguale Zungenwulst ist fast vollständig verschwunden; die pilzförmige Zunge mit den stark überhängenden Rändern hat das ganze Dorsum mit Zungendrüsen besetzt.

Vergrösserung ca. 1:30.

Frosches zeigt, bei dem die charakteristische Pilzform gut zu beobachten ist, und wo unter dem freien Rande der Zunge allerdings hin und wieder Falten auftreten, die aber kurz sind und nicht mit jenen vorhin geschilderten verglichen werden

können. Das Verhalten des genannten Abschnittes des Musculus genioglossus bleibt natürlich davon unberührt, er strahlt wie bei der Darstellung der Anatomie der Zungenmuskeln erwähnt wurde, in den Mundboden auch beim ausgebildeten Tiere aus. Wir können also zusammenfassend sagen: auch bei Rana sitzt in einer bestimmten Periode der Entwickelung die Zunge auf einer unter ihr gelegenen wulstigen Bildung des Mundbodens auf, in deren lateralen Rand (zum Unterschied von Alytes) Fasern des Musculus genioglossus ausstrahlen. Später glättet sich die sublinguale Partie des Mundbodens wieder, und jene Wulstbildung hat so nur eine vorüber gehende Bedeutung.

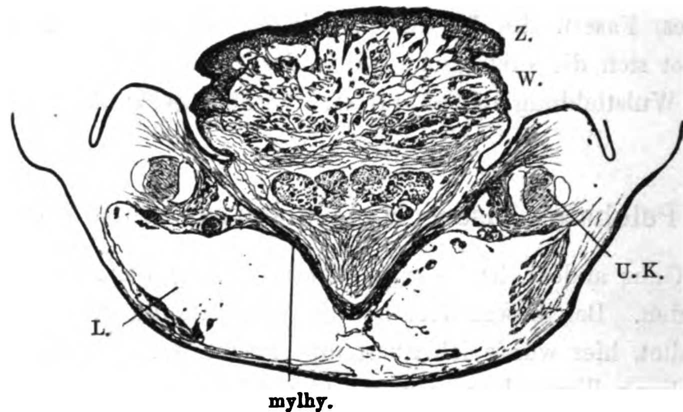
C. Pelobates fuscus Hyla arborea. Bufo viridis.

Ganz anders ist es mit dieser Bildung bei Pelobates beschaffen. Bei diesem Tier ist die Wulstbildung viel mächtiger entfaltet, hier wurde ich überhaupt zuerst darauf aufmerksam, und kontrollierte dann erst den Entwickelungsgang der übrigen Anuren, um nach ähnlichen Bildungen zu fahnden.

Da mir von dieser Species nur wenige Stadien zur Verfügung standen, verzichtete ich auf die genaue Schilderung der Entwickelung der Zunge, zumal die Haupttypen der Anurenzunge in ihrer Entstehung dargestellt sind, und wende die Aufmerksamkeit ausschliesslich jener Wulstbildung zu. Soweit ich mich übrigens sonst orientieren konnte, sind prinzipielle Unterschiede in der Anlage und Ausbildung der Zunge von den anderen Anuren nicht vorhanden.

Das erste Auftreten der sublingualen Wulstbildung erinnert durchaus an die für Alytes gemachten Angaben, nur dass von da ab diese Bildung durchaus nicht verschwindet, sondern immer mächtiger wird, sich ziemlich weit hinter die Zunge in das Gebiet des Mundbodens erstreckt, und ausserdem beträchtliche

Massen von Fasern des Musculus genioglossus in sich aufnimmt. Ja es ist mir sogar wahrscheinlich, dass auch Fasern des Hyoglossus, soweit sich das bei den sich verwirrend eng verflechtenden Fasermassen mit Sicherheit feststellen lässt, in diese Wulstbildung hineinstrahlen. Sehr bemerkenswert erscheint mir, dass auch Fasern der Zungenmuskulatur noch aboral von der Zunge, wenn diese längst aufgehört hat, in diesen Wulst einstrahlen.



Textfigur 38.

Querschnitt durch den hinteren Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge und des Mundbodens von Pelobates fuscus, bei dem der Schwanz ganz rudimentär geworden ist. Die hier nur ziemlich niedrige Zunge (Z.) sitzt auf einem deutlich durch eine namentlich rechts tiefe Falte von ihr abgegrenzten Wulst, dessen Seitenränder nach aussen ziemlich stark konvex sind (W.). In die Zunge und den Wulst strahlen zahlreiche Muskelfasern von der grossen Muskelmasse, die fast die ganze Zunge und den darunter gelegenen Wulst ausfüllt, aus. Im Mundboden liegen die Musculi geniohyoidei und darunter der nach aussen einen spitzen Winkel bildende M. mylohyoideus (myl.). Lateral davon liegen die grossen Lymphräume (L.). U. K. Unterkiefer. Die Seitenpartien sind nur im Umriss gezeichnet. Auf dem Dorsum linguae sind die ersten Drüsenanlagen zu sehen.

Vergrösserung ca. 1 : 10,5.

Die Textfigur 38 giebt einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Zunge und des Mundbodens einer Larve von Pelobates fuscus, die vier wohl entwickelte Extremitäten besass, und deren Schwanz fast ganz geschwunden war.

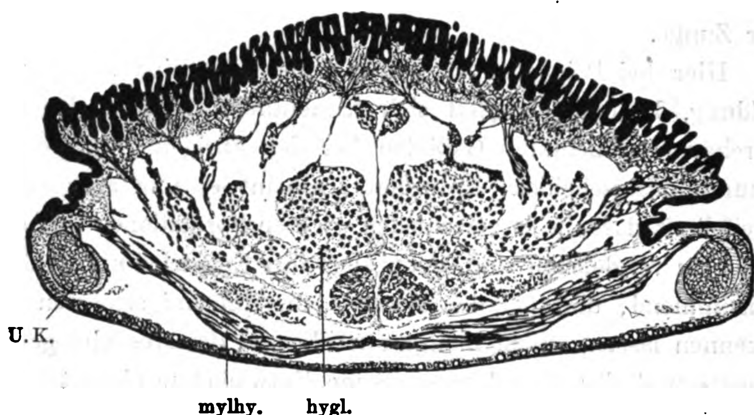
Der sublinguale Wulst ist durch eine tiefe Falte von der eigentlichen Zunge abgegrenzt; er erstreckt sich dann noch weiter nach hinten, wenn die Zunge schon längst aufgehört hat.

Wenn man den Mundboden eines fast fertigen Exemplares von Pelobates betrachtet, so sieht man also in dem Gebiet oral von dem Kehlkopfseingang den Mundboden lateral gegen die Unterkiefer hin durch tiefe Furchen abgegrenzt; dieser mediane sich etwas in die Mundhöhle vorwulstende Bezirk trägt weiter oralwärts die von ihm durch eine tiefe Einziehung abgegrenzte Zunge, deren Ränder namentlich hinten kräftig über ihren angewachsenen Teil hinüberragen. Nach vorn zu, unter dem vorderen Drittel der Zunge, verliert sich der Wulst in dem Seitenrande der Zunge.

Hier bei Pelobates ist dieser Wulst also eine auffallende Bildung, deren Mächtigkeit sich namentlich von den dagegen durchaus rudimentären Gebilden bei den übrigen untersuchten Anuren unterscheidet. Trotzdem erscheint es mir aber kaum zweifelhaft, dass die so verschieden grossen Formationen mit einander zu vergleichen sind, denn auch ihre Entwickelung ist übereinstimmend, und bei den Formen, die ihn einigermassen gut erkennen lassen, enden in ihm auch Fasern des Musculus genioglossus und des Hyoglossus. Seine Entwickelung hängt innig mit dieser Beziehung zu den genannten Muskeln zusammen, und geht parallel mit der Entwickelung der Zunge selber: er grenzt sich durch seitliche Falten von dem Gebiet des Mundbodens ab, das den Ursprung des angewachsenen Teiles der Zunge mit dem Unterkieferrande verbindet. Wenn wir in die Schleimhaut des Wulstes nicht die erwähnten Muskelfasern einstrahlen sähen, brauchten wir ihm kaum grössere Bedeutung zuzuschreiben. So aber verdient er doch wohl erwähnt zu werden, zumal er einige Ähnlichkeit mit gewissen Formationen bei Reptilien besitzt. Über seine Funktion kann ich keine irgendwie ausreichenden Angaben machen. Wahrscheinlich erleichtert er in irgend einer Weise das Hervorschnellen der Zunge.

Mehrere Stadien von Hyla und von Bufo viridis konnten noch auf diese sublinguale Bildung hin untersucht werden. Bei

Hyla finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei Alytes. In der mittleren Larvenperiode sind Reste dieser sublingualen Wulstungen vorhanden, die später verschwinden, wie die Textfigur 39 zeigt, in der ein Querschnitt durch den angewachsenen Teil der Zunge eines eben fertigen Laubfrosches abgebildet ist. Fast der ganze Abschnitt zwischen den Unterkiefern wird von der Zunge eingenommen; daher ist dort überhaupt kaum Platz für den Wulst. Bei Bufo scheint der Genioglossus nicht in den Boden



Textfigur 39.

Querschnitt durch den Mundboden und den angewachsenen mittleren Teil der Zunge von einem eben fertigen Laubfrosch (Hyla arborea). Die Zunge, die wohlausgebildete Drüsen zeigt, nimmt den ganzen Raum des Mundbodens zwischen den beiden Unterkiefern (U. K.) ein. Die in die Schleimhaut der Zunge ausstrahlenden Muskelfasern des M. hyoglossus (hygl.) und genioglossus bilden unter den Drüsen ein zusammenhängendes Geflecht. Die einzelnen Muskelbündel in der Zunge sind von weiten Lymphräumen umgeben. In der äusseren Haut sind zahlreiche der bekannten Hautdrüsen.

Vergrösserung ca. 1 : 25.

der Mundhöhle auszustrahlen, und dementsprechend ist auch der Wulst recht unbedeutend und nur ganz vorübergehend ausgebildet.

Wir können demnach wohl sagen, dass bei den Formen, bei denen die ganze Fläche zwischen den vorderen Teilen der Unterkiefer von der Zunge eingenommen wird, keine sublinguale Wulstbildung vorhanden ist, und auch auch keine Portion des Musculus genioglossus in den Mundboden ausstrahlt; bei den

Formen dagegen, bei denen der angewachsene Teil der Zunge nur einen kleinen Bezirk des Mundbodens einnimmt, ist auch die sublinguale Bildung gut angelegt, und der Genioglossus sendet eine Portion zur Schleimhaut des Mundbodens.

Beteiligung der Schlundbogen an der Zungenbildung.

Zum Schlusse scheint es wohl angebracht, sich die Frage vorzulegen, was von dem Kiemengebiet, das dem Mundboden angehört, zur Bildung der definitiven Zunge verwendet wird. Wie bei den Urodelen ist auch hier diese Frage nicht so leicht zu lösen, denn man kann an dem mit Schleimhaut überzogenen Mundboden nicht erkennen — auch zu einer Zeit, wo die Kiemen und die Kiemenbogen noch wohl entwickelt sind — welcher Teil genau der Copula und welche den Bogen selbst angehören. Das steht jedenfalls fest, dass der vorderste Teil der Copula selber (als vorderer Teil der primitiven Zunge) für die definitive Zunge verwendet wird. Wie viele noch von den medialen Bogenenden, die an die Copula herantreten, zur Zungenbildung benützt werden, ist schwer genau anzugeben.

Mir scheint dies auch danach zu variieren, ob die Zunge des fertigen Tieres fast den ganzen Mundboden, oder nur einen kleinen Teil davon einnimmt. Jedenfalls kann mit ziemlicher Sicherheit gesagt werden, dass höchstens mediale Teile des zweiten Bogens noch zur Zunge verwendet werden; weiter aboral gelegene Bogen können nicht in Betracht kommen. Dazu kommt nun noch das vielfach erwähnte Gebiet, das zwischen dem ersten und zweiten Bogen (mit ihrer Copula) liegt; zu diesem Gebiet gehört wahrscheinlich auch die bei Alytes so vortrefflich entwickelte Copula a. Ob wir nun in diesem Gebiet Rudimente eines Visceralbogens haben, der zwischen dem ersten

und zweiten gelegen ist, für dessen Vorhandensein verschiedene Gründe in der Litteratur niedergelegt sind, gegen den sich aber Gegenbaur energisch wendet, — das zu erörtern ist hier noch nicht angebracht. Wir können darauf des näheren erst dann eingehen, wenn wir die Zungenentwickelung der gesamten Wirbeltierreihe kennen gelernt haben. Ebenso verspare ich bis dahin die eventuelle Vergleichung der Copula a mit dem Os entoglossum, oder dem gleichbenannten Processus entoglossus. Von dem ersten Visceralbogen wird bei Anuren jedenfalls kein Stückchen zum Aufbau der definitiven Zunge verwendet.

Vergleichung.

Es mag vielleicht auf den ersten Blick überflüssig erscheinen, der Vergleichung der Anurenzunge mit der Urodelenzunge ein besonderes Kapitel zu widmen. Doch lehrt die genauere Betrachtung, dass nicht nur die entwickelten Formen, sondern auch der Entwickelungsvorgang selbst manche interessante Unterschiede darbieten. Im ganzen kann man ja wohl sagen, dass beide Formen genetisch annähernd gleichwertige Zungen haben: bei beiden wird nur ein kleiner Teil der primitiven Zunge zur definitiven verwendet, bei beiden bildet der vordere Abschnitt des Mundhöhlenbodens durch Erhebung und Anlagerung an die primitive Zunge den grössten Teil der fertigen Zunge. Jedoch schon in dem Verhalten der primitiven Zunge beginnen Verschiedenheiten. Diese bei den Urodelenlarven so sehr lange bestehende Zungenbildung ist bei den Anuren nur ganz vorübergehend vorhanden und bleibt nur mit ihrer vordersten Spitze, auch da modifiziert bestehen. Auf dieser Spitze entwickeln sich lange Zotten, die bei Urodelen nie vorkommen, und in diese Spitze wächst sehr früh schon die Anlage des Musculus hyoglossus hinein, was bei der Spitze der primitiven Urodelenlarvenzunge überhaupt niemals der Fall ist.

Die Spitze der primitiven Zunge der Anuren ist also weiter entwickelt als die der Urodelen, indem sie schon früh Eigenschaften besitzt, die bei den Urodelen erst nach der Verschmelzung der beiden Teile der Zungenanlage zu konstatieren sind. Ja diese Eigenschaften selbst sind noch reicher bei der Anurenlarve entwickelt, als jemals bei den ausgewachsenen Urodelen: denn die Muskularisierung des verschmolzenen Teiles der primitiven Zunge ist dauernd mangelhaft, wie wir besonders gut bei Salamandern nachweisen konnten, während bei Anuren schon früh reichliche Mengen von Muskelanlagen in die Spitze der primitiven Zunge wachsen, um sich später durch die ganze Zunge gleichmässig zu verteilen. Der zweite bedeutende Unterschied prägt sich bei dem Vorgange der Angliederung des Mundbodengebietes an die primitive Zunge und der Ausbildung des M. genioglossus aus. Während bei Urodelen hier eine Verwachsung mit teilweise dauernd bestehen bleibender Verwachsungsgrenze (Sehnenbildung des M. hyoglossus etc.) zustande kommt, fällt dies bei Anuren fort, in dem die Falte zwischen primitiver Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodengebiet durch das Vorwachsen des M. genioglossus allmählich verstreicht, in dem ihr Grund in die Höhe gehoben und auf das Niveau der primitiven Zunge gebracht wird. Der M. genioglossus selber bleibt bei Anuren nicht wie bei Urodelen im wesentlichen im Gebiet des „Drüsenfeldes“, sondern wächst mit in die primitive Zunge hinein, um sich da sehr ausgedehnt mit den Fasern des Hyoglossus zu verflechten.

Dies deutet also wieder auf einen Fortschritt in der Entwickelung der Zunge, der in reichlicherer und zweckmässiger ineinandergreifender Ausbildung der Muskulatur besteht. Diese bedingt natürlich auch eine freiere, speziellen Verhältnissen dienende Beweglichkeit dieses Organs, deren Ausgestaltung bei den verschiedenen Species der Anurenformen recht variiert.

Endlich sei noch auf die Drüsen hingewiesen. Diese unterscheiden sich bei den ausgebildeten Formen nicht wesentlich, wohl aber hinsichtlich ihrer Entwickelung. Bei Urodelen bestehen die Drüsen oder doch ihre Anlagen schon zu einer Zeit, wo die definitive Zunge noch lange nicht fertig ist; bei Anuren dagegen treten sie erst kurz vor dem Ende der Metamorphose, wenn die definitive Zunge schon so gut wie fertig ist, auf. Bei beiden grenzt sich das Gebiet der primitiven Zunge wohl gegen die eigentliche drüsentragende Region ab: jenes enthält nur Krypten, die von Schleimhaut, die der des übrigen, hinteren Mundbodens ähnlich ist, ausgekleidet sind.

Während so bei den Urodelen mit Evidenz die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese, dass die Muskularisierung der Zunge durch die Beziehung erfolge, die die Muskelfasern zu der Sekretentleerung der Drüsen haben oder gewinnen, von der oben gegebenen Darstellung der Entwickelung der Zunge sogar noch viel glänzender als durch den bisher bekannten Entwickelungsvorgang bewiesen wird, zeigen die Anuren schon eine Emanzipierung von dem phylogenetisch bedeutsamen Vorgang. Bei ihnen erfolgt die Muskularisierung der Zunge, ehe die Drüsen überhaupt angelegt sind.

Die Verwandtschaft der beiden Amphibiengruppen erscheint bei Betrachtung der ausgebildeten Formen näher als bei Durchforschung der Entwickelung, die bei den Anuren andere Prinzipien verfolgt, als bei den Urodelen.

Diese Thatsache beweist schlagend die Notwendigkeit der detaillierten Untersuchung der Ontogenie für die Beurteilung phylogenetischer Prozesse und auch wieder die Notwendigkeit der Kenntnis stammesgeschichtlicher Thatsachen zur richtigen Deutung des organogenetischen Geschehens. Zweifellos spielen funktionelle Anpassungen hierbei eine bedeutsame Rolle: die Zunge der Urodelen ist wesentlich ein beweglich gewordener Drüsenbezirk der Mundhöhle. Ein ursprünglich vollkommen ge-

trennt von dem Kiemenapparat gelegenes Drüsenfeld gewinnt Beziehungen zum Hyobronchialapparat, mit Hülfe dessen es bewegt werden kann, was dadurch erreicht wird, dass von den Kiemenmuskeln Teile zum angelagerten Drüsenfeld ausstrahlen; mitsamt dem Kiemenskelett kann das neu entstandene Organ benutzt werden. Der Genioglossus ist ursprünglich kein Bewegungsmuskel der Zunge, sondern, wie Gegenbaur sehr richtig erkannt hat, ein für die prompte Sekretion der Drüsen bestimmter Muskel; erst wenn diese mit dem Kiemenskelett verwachsen sind, und der Genioglossus Fixationspunkte am Hyoid und in der sehnigen Platte der Zunge erlangt hat, wird er wesentlicher Bewegungsmuskel der Zunge, ohne seine frühere Funktion einzubüssen.

Anders bei den Anuren. Sie benützen die reich muskularisierte Zunge in viel ausgedehnterem Maasse zum Erfassen der Beute als die Urodelen. Bei der Entwickelung gilt es also zuerst den Muskelapparat zu schaffen oder umgestaltend auszubilden. Die erst später auftretenden Drüsen, die ererbte Organe sind, unterstützen dann diese neue Funktion der Zunge. Damit hängt auch die ausserordentliche Umgestaltung des Hyoidapparates der Anuren zusammen, von dem sich die Zunge viel mehr selbständig gemacht hat, als sie es bei den Urodelen konnte, die noch ein Binnenskelett der Zunge, direkt abstammend und kontinuierlich zusammenhängend mit dem allerdings auch etwas umgewandelten Kiemenskelett, besitzen.

Litteratur.

Die entwickelungsgeschichtlichen Angaben über die Zunge der Anuren sind im allgemeinen ausserordentlich dürftig und ungenau.

Die älteren Angaben können hier ganz übergangen werden, zumal sie auch schon in anderen Werken zusammengestellt

wurden. Betreffs des Stützapparates sei hier noch einmal auf die erschöpfende und vorzügliche Darstellung von Gaupp (94) erinnert, die oben schon erwähnt wurde. Einigermassen ausführlich beschäftigt sich Götte (74) an mehreren Stellen seines berühmten Werkes über die Entwickelung von Bombinator mit der Entwickelung der Zunge.

Er sagt S. 668; „Der von den grossen Zungenbeinhörnern getragene, nach vorn verschmälerte und daher beinahe dreieckige Mundhöhlenboden ist anfangs glatt und eben; darauf erhält er seitlich kleine runde Papillen, aus seiner Mitte wächst aber ein ganz neues Organ hervor — die Zunge.“ Diese Angaben stimmen mit meinen oben gegebenen Schilderungen teilweise überein, wenn letztere auch viel mehr Details enthalten und eingehender diesen Vorgang erläutern. Dann fährt Götte fort: „Sie entwickelt sich unmittelbar hinter dem Ursprung der Schilddrüse, und da die Scheidewand der beiden ursprünglichen Mundräume, der äusseren Mundbucht, und der inneren Mundhöhle über dem Unterkiefer aufsteigt, so ist die Bildungsstätte der Zunge ganz unzweifelhaft der ursprüngliche Darmraum. Ihre Anlage besteht in einem nach vorn gerichteten Auswuchse des Darmblattes und des zwischen diesem und dem Zungenbeine befindlichen Bildungsgewebes der Seitenplatte . . .“

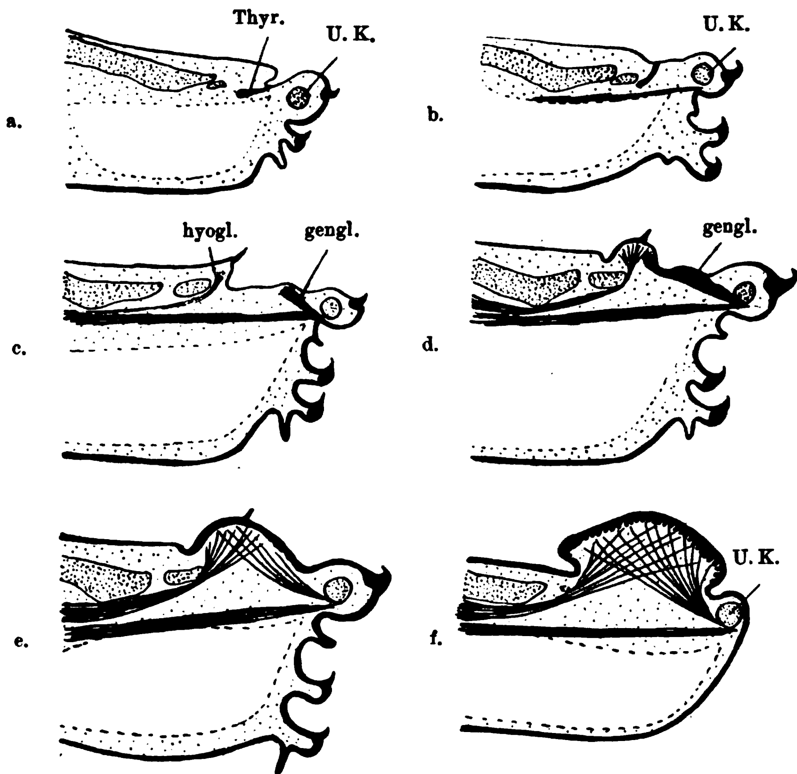
Damit berührt Götte einen sehr wichtigen Punkt, indem ich mich, wie ich sogleich hervorheben möchte, mit ihm in Übereinstimmung befinde. Über die Thatsache kann kein Zweifel bestehen, dass die Anlage der Thyreoidea dem Entoderm angehört, sie entsteht, wie Götte sicher gezeigt hat, hinter der Rachenmembran. Ich selbst habe bei Alytes die Rachenmembran nicht beobachtet, weil ich speziell von ihm keine dafür geeigneten Stadien untersucht habe. Wie gesagt, glaube ich auch, dass daran nicht gut zu zweifeln ist, denn wir haben, wie ich zeigen werde, in dieser Hinsicht vollkommene Übereinstimmung bei allen Wirbeltieren, die daraufhin untersucht

wurden. Weiterhin ist unbedingt richtig, dass bis zu einer gewissen Zeit der Entwickelung der Anurenlarven eine Zunge besteht, die aus dem über der Mitte der Hyalia gelegenen Entoderm nebst dem darunter liegenden Mesoderm gebildet ist; jedoch ist, wie ich gezeigt habe, nicht zu verkennen, dass ein Gebiet des Mundbodens mit in die Zunge hineingezogen wird, das vor jener, wie ich sie genannt habe, primitiven Zungenanlage liegt, in das die Anlage des Musculus genioglossus hineinwächst.

Dieses Gebiet liegt zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen, gehört also auch dem Entoderm an. Die Angaben Göttes stimmen also nicht nur für jene „primitive“ Zunge, sondern auch für die definitive, die noch ein ursprünglich vor der primitiven Zunge befindliches Gebiet in ihren vorderen Teil mit aufgenommen hat, der aber ebenfalls hinter der Rachenmembran liegt. Dass dieser Teil mit zur Zungenanlage gehört, hat Götte nicht erkannt.

Die Angaben Göttes über die Entwickelung der Zungenmuskulatur sind ganz unbestimmt, und soweit verständlich, auch unrichtig; er sagt: die Muskeln „scheinen erst während der Metamorphose aus einer einheitlichen Anlage hervorzugehen, welche von der Zungenbasis nach vorn (M. genioglossus) und hinten (M. hyoglossus) ausstrahlt, und erst nach begonnener Bildung der Muskelfasern sich in zwei Massen sondert.“ Die oben von mir gegebene Darstellung weicht bedeutend von der Göttes ab, ist auch in allen Einzelheiten so klar gelegt, dass hier kaum noch einmal des näheren darauf eingegangen zu werden braucht.

Von späteren Autoren hat sich keiner eingehend mit der Zungenentwickelung der Anuren beschäftigt.



Textfigur 40 a—f.

Schematische Darstellung der Zungenentwickelung von Alytes obstetricans an Median- und Sagittalschnitten.

a) Frühestes Stadium, das die „primitive Zunge" der Salamander zeigt; unter dem die Copula überziehenden Wulst die mediane Anlage der Glandula thyreoidea. U. K. Unterkiefer, nach vorn von ihm die untere Wand der rüsselförmig verlängerten Schnauze mit Hornzähnen bedeckt, die nur Figur f nicht mehr zeigt.

b) Planierung des Mundbodenfeldes, Verschwinden der „primitiven Salamanderzunge". Stärkeres Auftreten der Copula a. Mittlere Thyreoideaanlage noch zu bemerken. Ein leichter Wulst deutet die im Text beschriebenen Bildungen jener Stelle an.

c) Hervorwachsen der Spitze der primitiven Zunge auf der Copula a und scharfe Abgrenzung nach vorn. Zwischen dieser Bildung und dem Unterkiefer ein breites Feld mit leichter Wulstung an der Stelle, wo das mundwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus genioglossus liegt. Erste Andeutung des Einstrahlens der Hyoglossusanlage in die Zunge.

d) Die hintere Abgrenzung der Zungenanlage ist deutlich geworden. Einstrahlung zahlreicher Bündel des Musc. hyoglossus in die Zungenanlage. Der nun auch in die Zunge hineinwandernde Musculus genioglossus beginnt die Furche am vorderen Ende der Zungenanlage gegen das vor ihr liegende Feld des Mundbodens verschwinden zu lassen. Höchste Ausbildung der Copula a.

e) Der vordere Abhang der Zunge ist, nachdem der Mundbodenwulst, in dem die Anlage des Musculus genioglossus endete, mit in sie hineinbezogen worden ist, jetzt eine leicht nach der Mundhöhle hin gebogene Linie. Der Unterkiefer ist durch eine Furche von der Zunge abgesetzt. Beide Zungenmuskeln sind gut entwickelt.

f) Die Zunge ist nach vorn und nach hinten über die Anheftungsstelle pilzförmig hinüber gewachsen und hat schon fast die definitive Form erreicht. (Das hier abgebildete Stadium stammt von einem Tier, dass schon das definitive Maul und einen beträchtlich verkürzten Schwanz besitzt).

Zusammenfassung.

1. In den frühesten von Alytes und einigen anderen Anuren untersuchten Larvenstadien findet sich eine fast den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmende, stark gewölbte, sogenannte primitive Zunge, die der ähnlichen Bildung der Urodelenlarven zu vergleichen ist. (In der beistehenden Textfigur sind die Hauptstadien der Zungenentwickelung von Alytes obstetricans an Medianschnitten in schematischen Abbildungen (a—f) wiedergegeben. Die Buchstaben beziehen sich im folgenden auf diese Schemata.)

2. Darauf beginnt sich diese primitive Zunge bald fast vollständig abzuplatten, sodass der ganze Mundboden ein ziemlich ebenes Feld bildet mit Ausnahme der Stelle unmittelbar hinter der medianen Anlage der Glandula thyreoidea (in a und b durch einen schwarzen Zapfen bezeichnet), wo ein leichter Höcker die Spitze der primitiven Zunge bezeichnet (b).

3. Nun beginnt diese Spitze stark empor zu wachsen und an ihrer höchsten Stelle mehrere (zwei bis vier) schlanke Zotten zu bilden. In diese Spitze der primitiven Zunge ragt die bei Alytes besonders stark ausgebildete Copula a und unter dieser beginnen feine Fasern in die Mundbodenerhöhung hineinzuwachsen — die Anlage des Musculus hyoglossus mit seinen Nerven (c).

4. Vor dieser primitiven Zungenspitze ist bis zum hinteren Rande des Unterkiefers hin ein ziemlich breites Gebiet des Mundbodens, das zunächst noch eben ist, allmählich aber durch die in ihm gelegene aborale Endigung der Anlage des Musculus genioglossus auf jeder Seite neben der Mittellinie immer mehr vorgewölbt wird (c).

5. Weiterhin bezeichnet eine bald auftretende Falte am aboralen Rande der primitiven Zungenspitze die hintere Grenze der Zunge. Zahlreichere Fasern des Musculus hyoglossus strahlen fortwährend in die Zungenanlage hinein. Vorn wächst nun auch

das aborale Ende der Anlage des Musculus genioglossus in die Zungenanlage und bewirkt dabei, dass der ursprünglich vor der primitiven Zungenspitze gelegene Abschnitt des Mundbodens für die Ausbildung der definitiven Zunge benutzt wird, indem die tiefe Falte vorn an jener Spitze zum Verstreichen gebracht wird, und das genannte vordere Gebiet des Mundbodens zum vorderen Abhang der Zunge wird (d und e).

6. Die meist noch vorhandenen Spitzenzotten der primitiven Zunge grenzen auch zu dieser Zeit den aboralen Teil der Zungenanlage von dem oralen, neu hinzugekommenen Abschnitt, der bisher dem Mundhöhlenboden angehörte, deutlich ab (e).

7. Dann verschwinden diese Zotten, die Grenze zwischen den beiden Gebieten, die sich an der Zungenbildung beteiligten, ist verwischt, und beide Hauptzungenmuskeln strahlen nun in mächtigen Zügen in die Zunge ein und durchflechten ihre Fasern.

8. In der geschilderten Weise geht bis dahin wohl bei den meisten Anuren (soweit sie eben untersucht werden konnten) die Zungenanlage vor sich. Dann aber treten bei den verschiedenen Species beträchtliche Unterschiede auf.

9. Bei den Tieren, die eine breit festsitzende Zunge haben, deren Ränder mehr oder weniger pilzförmig über den angewachsenen Stiel herüberragen, für die Alytes als Prototyp dienen mag, geht das Wachstum der Zunge so vor sich, wie Figur f zeigt. Über die angewachsene Stelle der Zunge, deren Ausdehnung Figur e angiebt, wachsen sämtliche Zungenränder frei heraus; meist ragt auch bei diesen Formen der hintere Rand der Zunge stärker hervor als die übrigen. Mitunter zeigt er auch eine leichte Einkerbung, die an die Spitzen der sogleich zu beschreibenden Zungenformen erinnert.

10. Bei den Anuren, die wie Rana temporaria eine hinten freie Zunge haben, tritt kein so gleichförmiges Wachstum der Zunge vom Stadium der Figur e an auf, sondern der hintere

Abschnitt überflügelt die übrigen an Schnelligkeit des Wachsens bedeutend und ragt weit über die festgewachsene Stelle hinaus. Die beiden von der Froschzunge her bekannten hinteren Zipfel zeichnen sich mit den in sie jederseits einstrahlenden Zungenmuskeln durch besonders schnelles Wachsen aus, sodass sie auch noch die medianen Abschnitte überholen.

11. Die in die Zunge einstrahlenden Muskeln verflechten ihre Fasern nicht nur jederseits, sondern auch mit denen der anderen Seite, sodass kein Septum linguae bestehen bleiben kann.

12. Auf dem Dorsum linguae treten erst gegen Ende der Metamorphose die ersten Drüsenanlagen auf, die fast die ganze dorsale Schleimhaut der Zunge durchsetzen. Bei Alytes und Pelobates bleibt der hinterste Abschnitt der Zunge frei von diesen spezifischen Zungendrüsen. Dort treten dann beträchtlich später mit Schleimhaut ausgekleidete Krypten und drüsenartige Bildungen auf, deren Epithel sich durchaus nicht von dem des übrigen Mundbodens unterscheidet, dagegen wohl wegen der zahlreichen hellen Schleim- und Flimmerzellen von den spezifischen Zungendrüsen, die granulierte, sich leicht mit Karmin färbende Zellen ohne Flimmerhaare besitzen. Bei den übrigen Anuren sind nur spezifische Zungendrüsen auf dem Dorsum linguae vorhanden, was sich wohl aus den dort beträchtlichen Wachstumsverschiebungen erklären lässt, wodurch die hinteren ursprünglich mehr dorsal gelegenen Schleimhautgebiete mit für die Unterseite der Zunge verwendet werden. (cf. auch die Angaben von Oppel 1900.)

Diese beiden verschiedenen Drüsengebiete der Zunge von Alytes und Pelobates hängen mit den beiden entsprechenden Teilen des Mundhöhlenbodens zusammen, die für die Zungenbildung verwendet wurden (cf. Textseite 616).

13. Die Zungenmuskeln sind beide natürlich Abkömmlinge der Hypoglossusmuskulatur, speziell der Muskelmasse des Genio-

hyoideus. Sie bekommen auffallend spät ihre quergestreiften Fasern, viel später als der Geniohyoideus selber.

14. Mit dem Vorwachsen des Musculus hyoglossus kommen auch Lymphräume in die Zunge hinein, die nach und nach alle stärkeren Muskelbündel umgeben.

15. Das Vorwachsen des Nervus glossopharyngeus, der ursprünglich in hinteren Schleimhautbezirken der Mundhöhle endete, konnte Schritt für Schritt in die Zunge hinein verfolgt werden. Der Nervus hypoglossus wächst mit den entsprechenden Muskeln, ihrer Verlaufrichtung genau folgend, in die Zunge.

16. Bei den meisten untersuchten Anuren kommt es während der Entwickelung zur Bildung eines sublingualen Wulstes, auf dem die Zunge aufsitzt. Bei den Tieren, die eine ganz breit angewachsene Zunge besitzen, verschwindet der während des Larvenlebens angedeutete Wulst vollständig (Alytes, Hyla). Beim Frosch ist er zeitweise recht deutlich, beim ausgebildeten Tier aber fast verschwunden. Bei weitem am stärksten entwickelt fand er sich bei Pelobates, wo auch beim fertigen Tiere auf einem breiten Wulst des Mundbodens vorn die Zunge aufsitzt. Im vordersten Drittel der Zunge gehen beide Gebilde, Zunge und Wulst in einander über.

Bei Pelobates strahlen reichliche Muskelmassen in den Wulst aus, auch in den Teil aboral von der Zunge. Bei Rana strahlen Fasern des Musculus genioglossus in den Wulst hinein, die beim fertigen Tiere, bei dem der Wulst verschwunden ist, in der unter der Zunge liegenden Mundschleimhaut endigen. Derartige Fasern können bei Alytes und Hyla natürlich nicht, oder doch nur in sehr geringem Masse vorkommen, da ja der ganze Mundboden fast von der Zunge eingenommen wird.

17. Betreffs des Hyobranchialskelettes, das nur von Alytes genauer untersucht wurde, kann auf die Ergebnisse der Arbeit von Gaupp verwiesen werden. Nur die Copula a sei noch kurz erwähnt, die für Alytes charakteristisch ist. Sie liegt in

der Incisur zwischen den beiden Processus anteriores der Hyalia; während ihrer Entwickelung ist in ihrem aboralen Ende deutlich eine paarige Anlage zu bemerken. Kurz vor dem Ende der Metamorphose geht sie, ohne Reste zu hinterlassen, ziemlich schnell zu Grunde.

18. Wie die Anheftung der Rachenmembran ergiebt, besteht die Bekleidung der gesamten Zunge der Anuren aus dem Entoderm.

19. An der Zunge beteiligen sich während der Entwickelung das orale Ende der Schleimhaut der Copula des Hyobranchialskelettes, ein kleiner Teil von den medialen Enden der zweiten Schlundbogen und der zwischen der Copula und dem Unterkieferbogen gelegene Bezirk des Mundbodens.

20. Die ausgebildeten Zungen der Anuren und der Urodelen sind bei manchen Formen ausserordentlich ähnlich, während der Entwickelungsgang recht bedeutende Verschiedenheiten aufweist. Diese bestehen einmal in der Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-) Zunge, zweitens in der frühe beginnenden Muskularisierung, drittens in dem Auftreten der Drüsen und viertens in der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. Die einzelnen Punkte sollen hier nicht wiederholt erörtert werden, es kann wohl auf den zusammenfassend gehaltenen vergleichenden Teil verwiesen werden.

III. Reptilien.

Lacerta muralis und Anguis fragilis.

1. Kurze Charakterisierung der benützten Embryonen von Lacerta muralis.

Die hier folgenden Angaben dienen zur Orientierung über die bei der Zungenentwickelung verwendeten Embryonalstadien. Naturgemäss können diese Notizen nur kurz sein; auch haben sie deswegen nur bedingten Wert, weil mitunter sehr ähnliche Stadien in Bezug auf die Zungenentwickelung ziemlich verschieden sind, die Grösse der Embryonen auch durchaus nicht immer massgebend für den Entwickelungsgrad ist etc. So machte es häufig ausserordentliche Schwierigkeiten z. B. ein Zwischenstadium zwischen zwei angefertigten Rekonstruktionen zu finden, denn die Auswahl der Embryonen nach der äusseren Inspektion war recht oft unzuverlässig. Die Embryonen erhielt ich alle von der zoologischen Station in Neapel, wo sie mit Sublimat behandelt worden waren (die angegebenen Masse sind also alle am Tier in Alkohol genommen).

Stadium I. Grösste Länge des mässig gekrümmten Embryo ca. 2,2 mm. Die Linse ist auf der einen Seite ein vollständig abgeschnürtes rundes Bläschen, auf der anderen Seite hängt sie noch deutlich mit dem Epithel an einer Stelle zusammen. Die Allantois hat ungefähr einen Durchmesser von 0,5 mm.

Stadium II. Grösste Länge des ziemlich stark gekrümmten Tieres ca. 3,0 mm (in gerader Linie gemessen). Die Linse liegt als beiderseits gleichmässig abgeschnürte Blase, die überall gleich

dicke Wandungen hat, in dem Augenbecher. Der Durchmesser der Allantois ist etwas grösser als vorher.

Stadium III. Grösste Länge des stark gekrümmten Embryo 3 mm. Die Linsenanlagen dieses Embryo, der deutlich grösser und älter ist als II, hängen beiderseits noch mit dem Ektoderm zusammen.

Stadium IV. Die grösste Länge beträgt ca. 4 mm. Der Schwanz fängt an, sich zu ringeln. Der Kopf hat einen sagittalen Durchmesser von ca. 1,5 mm. Die Linse zeigt schon eine in das Lumen der Linsenhöhle sich vorwölbende, verdickte Wand. Die Extremitäten beginnen eben vorzusprossen.

Stadium V. Fast ganz genau dasselbe Stadium wie IV.

Stadium VI. Die grösste Länge des Embryo beträgt ca. 4,2 mm. Der Schwanz ist schon in einer Spirale aufgerollt. Kiemenbogen sind äusserlich sichtbar. Die Extremitäten sind als kleine Höcker wohl bemerkbar. Die Linse hat noch ein spaltförmiges Lumen. Am äusseren Blatt des Augenbechers beginnt sich die erste Spur von Pigment abzulagern.

Stadium VII. Grösste Länge fast genau 5 mm. Am Kopf ist die Riechgrube wohl zu erkennen. Die Linse ist ähnlich entwickelt wie im Stadium VI. Die Extremitäten sind etwas stärker hervorgewachsen.

Stadium VIII. Die grösste Länge dieses Embryo ist die gleiche wie bei VII. Seine Krümmung ist etwas stärker. Die Linse zeigt nur einen ganz kleinen Spaltraum noch. Am äusseren Blatt des Augenbechers ist deutlich und in kontinuierlicher Schicht Pigment abgelagert. Die Extremitäten sind in demselben Stadium wie bei VII.

Stadium IX. Grösste Länge ist 5,2 mm. Makroskopisch sind drei äussere Schlundbogen bemerkbar. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz 0,5 mm lang.

Stadium X; Kein erheblicher Unterschied von IX.

Stadium XI. Der Embryo ist mässig stark gekrümmt, und seine grösste Länge beträgt ungefähr 6 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt 2,6 mm. An den vorderen Extremitäten ist eine Gliederung in einen kurzen rundlichen proximalen und einen distalen schaufelförmigen Abschnitt eingetreten.

Stadium XIa. Der Embryo ist viel stärker gekrümmt als XI, daher beträgt seine grösste Länge nur knapp 5 mm. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz so lang, wie die von XI; sonst ist kein bemerkenswerter Altersunterschied zu machen.

Stadium XIb. Grösste Länge des mässig stark gekrümmten Embryo ist 6,2 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt etwas über 3 mm. Der Schwanz ist stark aufgerollt. Die leicht gekrümmten oberen Extremitäten haben ungefähr eine Länge von 1,2 mm. Die unteren Extremitäten haben jetzt auch die Gliederung in zwei Abschnitte. Der sagittale Durchmesser des Auges beträgt 1,5 mm.

Stadium XII. Der grösste Durchmesser des Embryo beträgt 6 mm. Der Rücken und der Schwanz des Embryo ist stärker gekrümmt als bei XIb. Der sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt fast 3,5 mm. Die oberen Extremitäten sind 1,5 mm lang; ihr schaufelförmiges Endglied ist deutlich von den übrigen Extremitäten abgesetzt.

Stadium XIIa. Ein äusserlich bemerkbarer Altersunterschied gegen XII ist nicht vorhandeu.

Stadium XIII. Der stark gekrümmte Embryo hat einen grössten sagittalen Kopfdurchmesser von annähernd 4 mm. Das Endglied der oberen und der unteren Extremität lässt schon einzelne Strahlen und die dazwischen liegenden Schwimmhautbildungen erkennen. Die Extremitäten sind etwa 2 mm lang.

Stadium XIIIa. Der Embryo ist stark gekrümmt. Der dritte und vierte Strahl des Endgliedes der oberen Extremität ragt etwas weiter über den freien Rand hinaus als in XIII.

Sonst scheint kein nennenswerter Unterschied zwischen den Embryonen zu bestehen.

Stadium XIV. Der Embryo ist stark gekrümmt, die Schwanzspitze liegt auf dem Scheitel. Der längste Sagittaldurchmesser des Kopfes beträgt annähernd 5 mm. Die Extremitäten lassen deutlich ihre drei Abschnitte erkennen; sie sind ungefähr 3 mm lang. Die Finger und Zehen sind deutlich abgrenzbar, in ihrer Länge verschieden, entsprechend den Verhältnissen des erwachsenen Tieres. Die Augenlider sind, makroskopisch erkennbar, als Wülste angelegt. Der sagittale längste Durchmesser des Auges beträgt 2 mm.

Stadium XV. Fast ausgebildetes Tier. Die Länge des Kopfes beträgt vom aboralen Rande des Trommelfelles bis zur Schnauzenspitze 6 mm. Die Extremitäten sind der Form nach fast vollständig ausgebildet. Die Augenlider lassen einen Schlitz von 1 mm (in der Horizontalebene) zwischen dem vorderen und hinteren Augenwinkel offen.

2. Ausbildung der Form des Mundbodens und der Zunge.

Von den Reptilien wurden Lacerta muralis und Anguis fragilis untersucht; am ausführlichsten Lacerta muralis, dagegen von Anguis nur wenige Stadien.

Ich beginne mit der Beschreibung verschiedener Stadien von Rekonstruktionen der Schlundbogengegend von Lacerta muralis.

Stadium I. Bei hundertfacher Vergrösserung wurde die Kiemenregion rekonstruiert. Wohl ausgebildet, d. h. durch deutliche Grenzen oral und aboral abgeschieden, sieht man drei Paare von Visceralbogen (cf. Tafelfigur 15). Die Unterkieferbogen sind am stärksten entwickelt; eine tiefe rinnenartige Furche trennt sie und die folgenden Bogen in der Medianlinie.

Am vorderen Rande der Bogen, da, wo die Mundöffnung liegt, verbindet sie eine niedrige dünne, membranartige Leiste, die also frontal gestellt ist. Wie die Untersuchung jüngerer Stadien ergiebt, auf die hier aber nicht näher eingegangen zu werden braucht, ist diese Membran als Rest der Rachenmembran anzusehen. Ein Sagittalschnitt eines jüngeren Eidechsenembryo zeigt nämlich die ganze Rachenmembran noch wohl erhalten, in unserem Stadium ist also nur ihre ventrale Anheftungsstelle noch deutlich. Natürlich ist dies von Wichtigkeit für die Frage, wie sich Entoderm und Ektoderm bei der Bildung des Epithels der Zunge verhalten.

Aboralwärts liegt als deutliche Grenze der Unterkieferbogen die erste innere Schlundtasche, die uns zugleich die orale Grenze der zweiten Visceralbogen angiebt. Diese sind viel geringer entwickelt und in der Mittellinie durch dieselbe tiefe Furche voneinander getrennt, die auch die ersten Bogen trennte, und die oralwärts von dem Rest der Rachenmembran begrenzt wird. Die erste Schlundtasche ist lateralwärts am tiefsten, dort, wo sie mit ihrer epithelialen Auskleidung an das Ektoderm anstösst. Medianwärts wird sie flacher, und sie hört an dem Rande der medianen Rinne, in die sie also nicht hineinmündet, auf; dieser Rand stellt also eine Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen dar, wie es auch in der Tafelfigur 15 zu erkennen ist. Da die Rinne nach hinten etwas breiter wird, sind die zweiten Bogen, von der Mundhöhle aus betrachtet, kürzer als die ersten. Aboral sind auch sie scharf abgegrenzt durch die zweite Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht und an dieser Stelle auch am tiefsten ist.

Es folgt der dritte Visceralbogen, der nur ganz klein ist und noch viel weniger weit an den Boden der Mundhöhle vorragt, als der vorige. Die beiden Bogen jeder Seite sind im Gegensatz zu den ersten beiden Paaren nicht mehr durch die tiefe mediane Furche getrennt, sondern zwischen ihnen liegt im

Gegenteil ein rundlich in die Kiemendarmhöhle hineinragender Wulst, den ich fernerhin als Herzwulst bezeichnen werde, da er durch die Anlage dieses Gebildes erzeugt wird. Eine dritte ganz schmale Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht, bildet die hintere Grenze dieser Bogenpaare.

Andere Bogen sind nicht zu erkennen, da keine weiteren Schlundtaschen ausgebildet sind.

In diesem Stadium ist noch keine mediane Anlage der Glandula thyreoidea zu finden. Der Gedanke liegt natürlich nahe, die Rinne, die sich im Gebiet der ersten beiden Visceralbogen befindet, in Zusammenhang mit diesem Organ zu bringen; dass dies zutrifft, davon habe ich mich nicht überzeugen können. Allerdings ist diese Rinne von sehr hohem Epithel ausgekleidet, ungefähr noch einmal so hohem, als sich sonst in der Gegend des Mundbodens findet, aber diese Rinne ist, soweit ich bei Lacerta muralis feststellen konnte, eine bald vorübergehende Bildung und hinterlässt keine dauernden Spuren.

Bei einem etwas älteren Stadium (II), das ebenfalls bei hundertfacher Vergrösserung rekonstruiert wurde, bietet die besprochene Gegend folgendes Aussehen (cf. Tafelfigur 16).

Die ersten Visceralbogen sind enorm viel dicker geworden, namentlich in dem sagittalen Durchmesser. Am Mundeingang sind sie durch eine tiefe Spalte getrennt. Die vorher noch sichtbare Anheftungsstelle der Rachenmembran ist verschwunden.

Nach der Formveränderung, die die ersten Bogen durchgemacht haben, kann man vermuten, dass namentlich der Teil von ihnen, der besonders dick geworden ist, nach vorn von der Rachenmembran liegt. Dann würde die Anheftungsstelle dieser Membran mehr nach dem Mundboden verlegt worden sein, während sie vorher mehr dem Mundeingang zulag. Wir werden auf diesen wichtigen Punkt später noch einzugehen haben. Die erste Schlundtasche grenzt auf beiden Seiten die Unterkieferbogen lateral deutlich ab. Sie berührt das Ektoderm mit ihrem

Epithel, wird aber in ihrem medialen Teil ausserordentlich flach, und weniger deutlich. Die Rinne, die im vorigen Stadium in der Medianlinie verlaufend, erste und zweite Visceralbogen, trennte, ist dort nicht mehr vorhanden. Sie ist viel mehr durch ein in die Mundhöhle vorragendes kleines Feld ausgefüllt; da, wo dieses Feld sich von den ansteigenden Wulstungen der ersten Visceralbogen abgrenzt, liegt in der Mittellinie eine epitheliale gegen das Mesenchymgewebe abgerundete Einstülpung, die nun zweifellos als mediane Thyreoideaanlage anzusprechen ist. Aboral von dieser Anlage steigt das eben erwähnte mediane Feld zu dem stark in die Mundhöhle hineinragenden zweiten Mundbogen an und endet an einer kleinen, quergestellten Leiste, die diese Bogen in der Mittellinie vereinigt und wohl als ihre Copula bezeichnet werden kann. Die Leiste ist jedoch nur an ihrem oralen Teile vorhanden, denn in ihrem aboralen hinteren Teile sind diese Bogen durch eine tiefer, sich weiter nach hinten erstreckende Rinne geschieden, die also gleich hinter der kleinen queren Leiste beginnt. Man kann aus diesem Vorgange wohl entnehmen, dass die Vereinigung der Visceralbogenpaare in der Mittellinie, also die Copulabildung in der Richtung von vorn nach hinten, oral-aboralwärts fortschreitet, ebenso wie die Differenzierung der Visceralbogen selbst. Zwischen den ersten Bogen kommt es nicht zu einer Copulabildung, wie sie die zweiten Bogen zu besitzen anfangen, sie stossen vielmehr nur durch eine schmale Rinne getrennt an einander. Wohl ziemlich sicher darf man vermuten, dass diese enge Spalte aus der vorher ziemlich breiten Rinne entstanden ist (Stadium 1), indem die sich stärker wulstenden Bogen diese eingeengt haben. Eine tiefe, das Ektoderm berührende Schlundtasche grenzt die zweiten Schlundbogen gegen die nun folgenden dritten ab.

Diese sind kürzer und etwas weniger breit als die zweiten. Die vorhererwähnte Rinne scheidet sie in der Medianlinie vollständig. Während also im früheren Stadium die ersten und

zweiten Bogen durch eine tiefe Rinne getrennt waren, sind es jetzt die zweiten (wenigstens im grösseren aboralen Teil) und die dritten. Das was die Rinne jetzt aboral im Gebiet der dritten Visceralbogen gewonnen hat, hat sie oral wieder verloren, da der vordere Abschnitt ja nun ausgefüllt worden ist. Den lateralen (rechten wie linken) Rand der Rinne bildet, wie es auch die Abbildung erkennen lässt, eine kleine ungefähr sagittal verlaufende Leiste, die eine sagittal verlaufende Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Bogen jederseits herstellt. Das Epithel der Rinne ist nicht wesentlich höher als das des übrigen Mundbodens; darin besteht also ein wichtiger Unterschied gegen die Verhältnisse, die im vorigen Stadium an der Rinne zwischen ersten und zweiten Bogenpaaren, die sehr hohes Epithel trug, beobachtet wurden.

Die dritte, das Ektoderm berührende Schlundtasche giebt die hintere Grenze der dritten Schlundbogen, auf die nun noch ein Paar, das vierte folgt. Dies besteht aber aus sehr kurzen schmalen Bogen, die viel weniger weit nach der Mittellinie hinreichen, als die dritten. Die vierten Schlundtaschen, die sie begrenzen, sind ebenfalls klein und wenig tief und reichen nicht bis an das Ektoderm.

Die mehrfach erwähnte mediane Rinne setzt sich aboralwärts weiter in das nun rundlich werdende Darmrohr fort und erweitert sich sehr stark; deswegen treten die vierten Bogen auch kaum mehr in irgend welche Beziehung zu der Wand der vorher erwähnten Rinne. Die im ersten Stadium zwischen den dritten Bogenpaaren sichtbare rundliche Erhabenheit (Herzwulst) ist nicht mehr vorhanden, denn an ihrer Stelle liegt ja die Rinne. Es hat den Anschein, als drängten sich die immer mehr vortretenden Visceralbogen jene Bildung von dem Darmrohre ab.

Weitere Visceralbogen sind noch nicht ausgebildet.

Wie ein etwas älteres rekonstruiertes, aber nicht abgebildetes Stadium III lehrt, nimmt die soeben schon gesehene Verbreite-

rung des ersten Visceralbogens weiterhin zu; und damit wenden sich in sagittaler Richtung allmählich immer breiter werdende Flächen dieses Bogens dem Mundboden zu. Die mediane Thyreoideaanlage liegt nun am oralen Abhange der vorhin in der ersten Anlage beobachteten Copula, nicht mehr so dicht an dem hinteren Rande der ersten Bogen, von denen sie nämlich durch ein kleines ebenes Gebiet allmählich weiter abgedrängt wird. Dieses kleine plane Feld gehört nicht den ersten Bogen an, da ihre starke Wulstung sich auch in der Medianlinie deutlich von dieser Stelle abhebt, aber auch nicht den zweiten Bogen, da die mediane Thyreoideaanlage gegen diese oder besser gegen deren Copula eine deutliche Grenze giebt. Die Copula selbst hat beträchtlich an Ausdehnung gewonnen, denn jetzt haben sich nicht nur die zweiten, sondern auch die dritten Bogen in der Mittellinie vereinigt. Es ist im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen ein medianer, leicht in das Lumen der Mundhöhle vorspringender Abschnitt erkennbar, an den von vorn her, etwas nach hinten umbiegend die zweiten Bogenpaare herantreten, an den von hinten her gestreckt in frontaler Ebene verlaufend die dritten Paare gehen. Die vorher kenntliche, tiefe mediane Rinne ist somit also ganz aus dem Gebiet des zweiten und dritten Bogen verdrängt worden, und hat dort einer leichten buckelförmigen Erhebung Platz gemacht; nur im Gebiete des vierten Bogen existiert die flacher gewordene Rinne und geht in die ventrale Wand des Darmrohres über. Damit ist eine charakteristische Erscheinung eingeleitet, die auch an späteren Stadien leicht sichtbar ist: die zweiten Bogen bilden in ihrem Verlauf einen nach vorn offenen stumpfen Winkel; an der Spitze des Winkels liegt die Vereinigungsstelle der Schlundbogen (Copula), und in diesen Winkel beginnt sich das plane Feld einzuschieben, das am hinteren Rande des ersten Bogenpaares in der Mittellinie lag und weder direkt zum ersten noch zum zweiten Bogen gehörte.

Die mediane Thyreoidaanlage liegt in diesem Felde in einer Linie, die als Verbindungslinie der ersten Schlundtaschen gedacht ist.

Zwei Rekonstruktionen von ganz wenig älteren Stadien (IV. V) wurden bei 100facher Vergrösserung ausgeführt; beide zeigen durchaus ähnliche Verhältnisse, und sind, da sie doch nur kleine Fortschritte zeigen, nicht abgebildet[1]).

Die Unterkieferbogen haben wieder an Grösse und Dicke stark zugenommen; besonders auffallend ist, dass sie ihre ursprünglich mehr nach vorn gewendete Fläche ganz nach oben, also in den Mundboden gewendet haben. Dadurch sind die hinter ihnen gelegenen Abschnitte der Kiemenregion weiter von dem Mundeingang entfernt worden. In der Mittellinie ist eine tiefe Einziehung zwischen beiden Bogen zu sehen; von dem Grunde dieser Einziehung steigen die vorderen Konturen der Unterkieferbogen beiderseits steil in die Höhe, um dann nach beiden Seiten wieder abzufallen, allerdings weniger steil als der Anstieg war. Nach unten (ventral) springen die Bogen neben der Mittellinie als starke Wülste vor.

Die ersten Schlundtaschen sind nach dem Ektoderm zu, das sie berühren, etwas tiefer, als nach den medialen Gegenden hin. Sie sind aber im ganzen flacher als vorher. Sie verlieren sich medianwärts auf dem planen Felde, das auch hier wieder hinter dem Unterkieferbogen zu bemerken ist. Die Bogen selber sind von dem Felde durch eine ungefähr ihrem äusseren Randkontur parallel laufende Furche abgegrenzt.

Das plane Feld hat nun eine vierseitige Gestalt angenommen. Zwei seitliche Spitzen ragen nach den ersten Schlundtaschen hin. Die beiden vorderen Begrenzungslinien werden

1) Die wichtigsten Veränderungen, namentlich im oralen Gebiet der uns interessierenden Gegend sind auch in der Tafelfig. 17 noch zu erkennen, da diese von einem nur wenig älteren Stadium stammt. Ich bitte daher diese bei der folgenden Schilderung zu vergleichen.

durch die eben geschilderten aboralen Randlinien der Wülste der Unterkieferbogen gebildet. Eine vordere Spitze ragt nach der Furche hin, die die beiden Unterkieferbogen in der Mittellinie trennen. Die beiden hinteren Seiten des planen Feldes werden von den vorderen Rändern der zweiten Visceralbogen gebildet. Da diese etwas nach hinten gerichtet verlaufen, so bilden diese hinteren Seiten einen nach vorn offenen stumpfen Winkel. An der Spitze dieses Winkels, also genau in der Medianlinie, liegt die noch erkennbare mediane Thyreoideaanlage. Diese besteht aus einem dünnen epithelialen Strang, der an besagter Stelle mit dem Epithel des Mundbodens zusammenhängt und gegen die ventrale Fläche der Kiemengegend hin im Mesenchymgewebe mit einer starken rundlichen Verdickung endet.

Die schon eben erwähnten zweiten Schlundbogen sind auch entsprechend der Zunahme der ganzen Gegend gewachsen. Wie gesagt, trennt sie nur eine flache Furche (die erste Schlundtasche) von den vorderen eben beschriebenen Regionen. Nach hinten sind sie durch die zweiten Schlundtaschen abgegrenzt, die vollkommen durchgebrochen sind, sodass dort also eine Kommunikation der Mundhöhle mit der dem Embryo umgebenden Höhle vorhanden ist. Zu welcher Zeit der Durchbruch der ursprünglich bestimmt verschlossenen Schlundspalte genau erfolgt, kann ich nicht ganz sicher angeben. Immerhin sind die beiden zuletzt beschriebenen Stadien in ihrer Entwickelung so wenig weit auseinander, dass kein weiter Spielraum für diesen Zeitpunkt bleibt.

Von der ersten Schlundtasche ist hingegen zu berichten, dass, wie ich sogleich vorweg nehmen will, niemals bei ihr ein solcher Durchbruch statt hat. Mit den anderen Taschen werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

Die namentlich in ihrem medialen Abschnitt etwas nach hinten gerichtet verlaufenden zweiten Bogen begeben sich in der Mittellinie zu dem schon im vorigen Stadium beschriebenen medianen, in die Mundhöhle vorspringenden Wulst, der nun

noch dicker geworden ist. In dem Mesenchymgewebe dieses Wulstes liegt das hintere und untere Ende der Thyreoideaanlage und unter ihr der Truncus arteriosus mit den grossen Kiemenarterien, weiter unten folgt dann das Herz selbst. Genau in der Mittellinie springt der Wulst leistenartig vor. An ihn begeben sich auch die dritten Schlundbogen, die ungefähr gleich gut und mächtig ausgebildet sind wie die zweiten; sie verlaufen aber, wenn man so sagen darf, genau frontal. Die sie nach unten abgrenzenden dritten Schlundtaschen sind ebenfalls durchgebrochen.

Im Gebiet der nun folgenden Schlundbogen ist die untere Grenze des eben beschriebenen medianen Wulstes zu finden. An seiner Stelle folgt eine abgeflachte Strecke, die dann in das eigentliche Darmrohr übergeht. Entsprechend dem nun stetig nach unten fortschreitenden Engerwerden des Kiemendarmes, werden auch die Schlundbogen kleiner. Die vierten Bogen sind viel kürzer als die vorhergehenden, aber noch ungefähr ebenso breit. In der Mittellinie sind sie, wie eben schon angedeutet, durch eine abgeflachte Partie verbunden, die dann weiterhin in eine Rinne übergeht, die die ventrale Wand des Darmrohres bildet. Die vierten Schlundtaschen grenzen die vierten Bogen nach unten ab. Sie erreichen das Ektoderm, das mit dem Entoderm der inneren Tasche eine Verschlussmembran bildet, die ganz vollständig ist.

Die fünften Bogen, die bisher noch nicht erkennbar waren, sind ganz kurz und verlieren sich weit von der Medianlinie entfernt in der Wand des Darmrohrs. Dementsprechend sind auch ganz gering die fünften Schlundtaschen, die hier eben in der Anlage zu sein scheinen und noch nicht bis an das Ektoderm heranreichen. Weitere Bogen sind nicht zu erkennen.

Die früher beschriebene breite und tiefe mediane Rinne ist, wie man aus der gegebenen Schilderung ersehen kann, durch die mächtiger werdende Copula also immer weiter aboral ver-

drängt, und existiert nur noch schwach angedeutet im Gebiet der vierten und fünften Bogen.

In einem etwas älteren Stadium (VI) sind Verhältnisse zu sehen, die sich durchaus an das eben beschriebene Stadium anlehnen (cf. Tafelfigur 17). Die Unterkieferbogen haben sich so gut wie gar nicht verändert, auch das hinter ihnen liegende plane Feld ist kaum anders geworden. Die zweiten Visceralbogen zeigen nun in ihrem ganzen Verlauf eine Neigung nach hinten, nicht nur, wie bisher an ihren medialen Enden. Zwischen ihnen und dem planen Felde liegt in der Mittellinie an bekannter Stelle die mediane Thyreoideaanlage.

Der mediane Wulst (Copula), in den die zweiten Bogen in der Mittellinie übergingen, hat seine Gestalt nicht unbeträchtlich verändert. Er ist im ganzen stärker prominent geworden und ist gegen die zweiten Bogen jederseits durch eine kleine Furche abgetrennt. Auch ist jetzt sehr deutlich, dass er mit einer kleinen medianen Spitze nach dem planen Felde hinragt, und gerade an der Thyreoideaanlage endet. An diesen Wulst begeben sich auch die dritten Bogen und zwar gerade dorthin, wo sich seine höchste Erhabenheit befindet. Der Wulst kann wohl unbedenklich als Copula gedeutet werden, wie bisher in der Beschreibung auch schon gethan wurde, jedoch natürlich nur als Copula der Schlundbogen selber, denn Knorpel sind noch nicht entwickelt und noch nicht erkennbar. Aber diese Bezeichnung, die von dem Knorpelskelett übernommen ist, darf hierauf, ohne Verwechslungen und Unklarheiten zu veranlassen, wohl übertragen werden. Die Thatsache, dass hier bei Lacerta am Mundboden ein so eigenartiges Relief entsteht, muss besonders hervorgehoben werden, denn bei den bisher beschriebenen Tieren ist ein derartiges Relief fast immer nur durch Knorpel veranlasst worden, die mehr oder weniger dicht unter der Schleimhaut lagen und so Wülste oder zwischen ihnen liegende Vertiefungen erzeugten. Bei den Eidechsen und den höheren Tieren ist eine

derartige Ursache zunächst nicht vorhanden. Hier spielen die Gefässe, die in oder unter der Kiemenregion liegen, eine zur Erzeugung der eigenartigen Formen nicht unwesentliche Rolle. Auf die Prominenz am Mundboden, die von dem Herzen und der es umgebenden serösen Höhle erzeugt wird, wurde bei der Beschreibung der ersten Stadien schon hingewiesen. Es scheint angebracht sich diese Unterschiede in der Bedeutung der angewendeten Bezeichnungen klar zu machen und darauf hinzuweisen, dass das Wort Copula hier in übertragener Bedeutung angewendet wird.

Die dritten Bogen zeigen jetzt auch schon eine den zweiten ähnliche Verlaufsrichtung, während sie vorher genau frontal gestellt waren. Die dritten Schlundtaschen besitzen bei diesem wohlerhaltenen Tier nur in ihrem dorsalen Abschnitt eine deutliche Durchbruchsöffnung; in ihrem ventralen Abschnitt ist noch eine Verschlussmembran vorhanden. Es mag wohl an dem Erhaltungszustand des vorigen Stadiums liegen, dass dort gar nichts von einer Verschlussmembran zu erkennen war.

Die vierten und fünften Schlundbogen sind jetzt stärker und deutlicher ausgebildet als vorher, ebenso die sie aboral abgrenzenden Schlundtaschen; die fünfte Tasche ist auch hier durch Mesodermgewebe von dem Ektoderm getrennt. Der mediane Wulst ist jetzt im Gebiet dieser Bogen nicht mehr vorhanden, wohl aber ist eine deutliche Rinne in der Medianlinie zu bemerken, in deren Tiefe genau median verlaufend eine kleine Leiste hervorspringt. Jenseits der fünften Schlundtasche ist diese Rinne und die in ihr liegende Leiste nicht mehr vorhanden, dort beginnt schon das ziemlich enge, rundliche Darmrohr.

So liegen eigentlich hier zwischen diesen Schlundbogen in der Mitte zwei Rinnen, die durch die mediane Leiste von einander, und durch kleine laterale Leisten von den Schlundbogen selber getrennt sind; zugleich bewirken diese lateralen Leisten, dass die in Betracht kommenden Schlundbogen durch sie unter-

einander und oralwärts auch mit der Copula in Zusammenhang stehen. Dadurch ist eine nicht ganz uninteressante Ähnlichkeit des Verhaltens des Schlundbogenreliefs von Lacerta mit dem der Knorpel der Urodelenlarven entstanden. Hier sehen wir, dass die vierten und fünften Bogen durch die eben geschilderte Leiste mit der Copula in Zusammenhang stehen, und ähnlich sehen wir bei jenen Amphibien auch nicht direkt die aboralen Bogen an die Copula herantreten, sondern sich mit ihren medialen Enden aneinander legen, sodass dann schliesslich ein indirekter Zusammenhang mit der Copula und diesen Bogen entsteht. Natürlich darf auf Einzelheiten dieser Vergleich nicht ausgedehnt werden.

Die Entstehung der Rinne braucht nach den früher gegebenen Beschreibungen nicht erklärt zu werden, wohl aber die Leisten, vor allem die mediane. Querschnitte beweisen, dass die Leiste im oberen Abschnitt aus verdicktem Mesenchymgewebe besteht, im unteren Abschnitt findet man aber nicht weit von der Oberfläche entfernt in ihr den ventralen Teil des Perikardialraumes liegen. Nun sahen wir in früheren Stadien in der distalen Kiemenregion das Herz einen Wulst erzeugen. Ich stelle mir die Entstehung des jetzigen Zustandes so vor, dass mit der Weiterentwickelung der unteren Schlundbogen diese an Dicke und Länge zunehmen, gewissermassen das Herz überwachsen, und so von der Rachenhöhle wegdrängen; nur in der Mittellinie, wo die Schlundbogen nicht hinkommen, nach vergleichendanatomischen Erwägungen (cf. o.) auch kaum hinkommen können, bleibt der ursprüngliche Herzwulst als „Herzleiste" bestehen.

Jenseits (aboral) der fünften Schlundtasche treten hier recht deutlich die sechsten Schlundbogen als kräftige Wülste auf. Sie sind in ihrer Verlaufsrichtung mehr sagittal gestellt als die oral gelegenen, was zweifellos mit der Enge des Darmrohres an dieser Stelle zusammenhängt. Trotzdem keine sechsten Taschen

diese Bogen aboral begrenzt, stehe ich nach früher gegebenen Erörterungen nicht an, sie doch als Visceralbogen anzusehen (cf. Kallius 97).

Stadium VII, dessen Rekonstruktion in Figur 18 der Tafel abgebildet ist, zeigt eine weitere mächtige Entwickelung der ersten Schlundbogen. Ihre tiefe mediane Einziehung ist nur noch als seichte Furche vorhanden. Sie haben wiederum nach der Mundhöhle zu in sagittaler Ausdehnung eine beträchtliche Verbreiterung erfahren, und zeigen dort nun zwei neben der Mittellinie liegende flache Wülste, die sich von den Schlundbogen selbst durch eine deutliche laterale Furche abgrenzen. Diese rundlichen Wülste an der der Mundhöhle zugewendeten Seite der ersten Bogen haben später besondere Bedeutung für die Entwickelung der Zunge. Die erste Schlundtasche, die schon im vorher beschriebenen Stadium sehr flach war, hat hier eine ähnliche Gestalt und reicht an keiner Stelle des Mundbodens an das Ektoderm, von dem sie durch dicke Bindegewebs lagen getrennt ist. Die zweiten Bogen haben im wesentlichen eine ähnliche Gestalt wie die des Stadium VI, nur sind sie schon wieder etwas mehr frontal gestellt, nähern sich also dem ursprünglich beschriebenen Verhalten. Forschen wir nun nach dem planen Feld, das schon mehrfach erwähnt wurde, so sehen wir an seiner Stelle zwischen den ersten und zweiten Bogen in der Medianlinie oral von der immer noch deutlichen medianen Thyreoideaanlage eine kleine buckelförmige Erhabenheit, die lateralwärts in stumpfe Spitzen ausläuft, und sich im Niveau nicht mehr von der hinter ihr gelegenen Copula unterscheidet. Auch gegen die ersten Bogen hin legt sie sich ohne beträchtliche Niveaudifferenz an ihren hinteren Abhang an.

So ist aus dem planen Felde, das unpaar in der Medianlinie lag, ein Tuberculum geworden, das seitlich mit kleinen Spitzen gegen die ersten Schlundtaschen hin verläuft und vorn

und hinten die Höhe der benachbarten Teile ungefähr erreicht hat. Die Ähnlichkeit dieses Höckers mit dem von His an derselben Stelle beim Menschen beschriebenen Tuberculum impar ist evident und infolge dessen soll fernerhin dies Gebilde auch mit dem von His gewählten Namen belegt werden, ohne dass ich mich vorläufig auf die Homologien mit diesem Teile der Säugetierzunge einlassen will.

Die Teile der Copula, an die sich das Tuberculum impar angelegt hat, sind wesentlich kleiner geworden; der starke rundliche Höcker (Tafelfigur 17) ist verschwunden, an seiner Stelle liegt nur noch eine schmale Leiste, die gegen die zweiten Schlundbogen stärker abgegrenzt ist als vorher. Übrigens scheint der Höcker der Copula nicht immer so schnell wie bei diesem Embryo zu verschwinden und sich zurückzubilden, denn bei einem älteren Embryo, den wir im Stadium IX kennen lernen werden, ist er noch recht wohl ausgebildet. In wieweit derartige kleine Verschiedenheiten, die ich recht häufig bei der Zungenentwickelung fand, auf individuelle Variation, und in wieweit sie auf die Konservierung zurückzuführen sind, konnte bei dem doch verhältnismässig geringem Material nicht mit genügender Sicherheit in jedem Falle entschieden werden; dass aber die Variation häufig eine grosse Rolle spielt, kann wohl behauptet werden.

Die zweiten Schlundtaschen sind vollständig durchgängig, und klaffen recht weit. Die dritten Bogen sind genau frontal gestellt. Auch zwischen ihnen ist die Copula wesentlich kleiner und schmaler geworden. Die vierten, fünften und sechsten Bogen bieten nicht viel neues; die Rinne zwischen ihnen, die in der Tiefe die mediane Leiste recht deutlich zeigt, ist tief und stark ausgebildet. So kommt es, dass auch die laterale Begrenzung der Rinne, die jene Leisten bildet, die die medialen Enden der genannten Bogen verbindet, recht kräftig vorspringt.

Das folgende rekonstruierte, aber nicht abgebildete Stadium VIII schliesst sich nicht ganz ohne Lücke an VII an, lässt aber doch die wichtigsten Veränderungen nach den bisher gewonnenen Kenntnissen verstehen. Diese Veränderungen betreffen vor allem die oralen Gebiete des Mundbodens. Von der Mundhöhle her gesehen, lassen die ersten Bogen keine mediane Spalte mehr erkennen, sie ist nur noch an der ventralen Seite zu sehen, wo sie noch lange bestehen bleibt. Die Bogen sind noch breiter geworden, die sie abgrenzende erste Tasche noch flacher. Das vorher recht gut abgrenzbare Tuberculum impar ist nicht auf den ersten Blick wieder zu erkennen. Es ist bedeutend grösser geworden und der orale Teil, der sich schon im letzten Stadium an die ersten Bogen anlegte, hat sich als breite Leiste zwischen die ersten Bogen in der Medianebene vorgeschoben. Diese stark vorgeschobene Leiste ist zugleich der Grund, warum die mediane Spalte zwischen den ersten Bogen nicht mehr zu sehen ist: sie ist eben durch den vorderen Teil des Tuberculum impar ausgefüllt.

Zu beiden Seiten der langgewachsenen Spitze des Tuberculum, also schon im Gebiet der ersten Schlundbogen liegen die beiden Wülste, deren Abgliederung von dem Niveau dieser Bogen wir im Stadium VII beobachtet hatten, sie haben sich nun an die orale leistenförmige Spitze des Tuberculum impar angelegt von der sie etwas überragt werden.

Ich werde diese seitlichen Hervorragungen der ersten Bogen von jetzt an als „seitliche Zungenwülste“ bezeichnen. Diese Bildungen sind für die Gestaltung der Zunge aller weiter zu untersuchenden Tiere von grosser Bedeutung.

Am hinteren Rande des Tuberculum impar müsste die mediane Thyreoideaanlage zu suchen sein, leider ist aber die Verbindung dieses Organes mit dem Mundboden vollkommen verloren gegangen und auch in späteren Stadien nicht wiederzufinden.

Die zweiten und dritten Schlundbogen zeigen wenig Veränderungen. Ihre Verlaufsrichtung ist aber nun wieder, wie zu Anfang schon, mehr frontal gerichtet, nur im medialen Teil ist der zweite Bogen deutlich aboralwärts gewendet. Die Copula ist auch in diesem Stadium, wie im vorhergehenden, recht schmal und niedrig, bietet auch sonst keine wesentlichen Veränderungen. Die Gebiete der vierten und fünften Bogen haben sich ebenfalls sehr wenig verändert, sodass auf sie nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Im folgenden Stadium IX, das sich recht gut an das eben erwähnte anschliesst, betrifft die Hauptveränderung das Tuberculum impar, das schon vorher so eigenartige Entwickelung zeigte (cf. Tafelfigur 19).

Dies Tuberculum ragt als abgerundeter, immerhin ziemlich niedriger Höcker in die Mundhöhle vor; nach vorn läuft es in eine deutliche Leiste aus, die dem spitzen Ende des planen Feldes, das in früheren Stadien schon beschrieben wurde, entspricht. Nach beiden Seiten rechts und links verläuft der Höcker zur ersten Schlundspalte hin und hört ohne scharfe Grenze auf. Nach hinten (nach dem zweiten Bogenpaare hin) endet der Höcker auch zugespitzt und stösst dort an das orale Ende des als Copula gedeuteten Stückes, das im Stadium VI so besonders stark ausgebildet war, sich im folgenden Stadium aber schon wieder verkleinert hatte. Zu beiden Seiten des Tuberculum impar, und etwas nach vorn von seiner dicksten Stelle liegen die schon vorher beschriebenen, nun noch deutlicher gewordenen seitlichen Zungenwülste. Sie sind sowohl gegen das Tuberculum, als auch gegen das Gebiet der ersten Schlundbogen wohl abgegrenzt. Namentlich die Abgrenzung gegen die dem Munde zugewendeten Flächen der ersten Bogen, von denen diese Wülste ja ihren Ursprung genommen haben, ist deutlicher, die trennende Furche am lateralen Rande der Wülste tiefer geworden, wie die Tafelfigur 19 wohl auch gut erkennen lässt.

Im hinteren Abschnitt ist die Trennung der seitlichen Zungenwülste von dem Tuberculum impar nicht so scharf wie im vorderen. Daher macht es dort den Eindruck, als gehörten Tuberculum und Zungenwülste zusammen, ja als wenn die Zungenwülste sogar von dem Seitenrande des Tuberculums entsprängen. Die Verfolgung der einzelnen Stadien zeigt aber den wahren Sachverhalt deutlich, und es ist unnötig, diesen im einzelnen nochmals zu wiederholen.

Die orale Begrenzung der zweiten Schlundbogen ist scharf. Diese Bogen selbst sind stark in die Mundhöhle hineingewölbt und viel kräftiger ausgebildet als in einem der früheren Stadien. Die sie aboralwärts begrenzende zweite Schlundtasche ist spaltförmig und führt noch immer von der Mund-Rachenhöhle nach aussen. Am medialen Abschnitt der zweiten Bogen ist insofern eine Veränderung eingetreten, als sie jederseits durch eine tiefe Furche von der Copula in der Mittellinie abgegrenzt sind. Die Copula selbst ist noch kräftig und deutlich hervorragend; über ihre orale Zuspitzung wurde vorher schon gesprochen. Dadurch, dass die Rinne zwischen dem medialen Rande der zweiten Bogen und der Copula sich jederseits in das Gebiet der dritten Bogen hinein fortsetzt, hängen die zweiten und dritten medialen Bogenenden durch eine Art Leiste zusammen (cf. Tafelfigur 19). Die Verlaufsrichtung der Längsachse der zweiten Bogen ist fast genau frontal, sie bildet also mit der Medianlinie einen rechten Winkel, während dieser Winkel im Stadium VI noch (oralwärts offen) ungefähr 60° betrug. Auf diesen Punkt werden wir im weiteren Verlauf der Entwickelung wohl zu achten haben.

Die Verlaufsrichtung der Längsachse der dritten Bogen ist parallel der der zweiten. Durch die dritte Schlundspalte kommuniziert die Mundhöhle noch mit dem den Embryo umgebenden Medium. Bei keiner von den folgenden Taschen ist dies der Fall. Über die weiteren Bogen ist nichts Bemerkenswertes zu

berichten. Wir werden beim nächsten Stadium erst auf die dortigen Verhältnisse genauer zurückzukommen haben.

Bei dem nun zu schildernden Stadium X sind wieder eine Reihe von wichtigen Veränderungen zu bemerken (Tafelfigur 20). Das beim ersten Blick auffallendste Gebilde ist eine in der Medianlinie vom vordersten Rande der ersten Bogen bis zu den sechsten hin verlaufende Leiste, die in dieser Schärfe bisher auch nicht annähernd ähnlich bestand. Natürlich werden wir sie aus den in dieser Gegend bei jüngeren Stadien befindlichen Bildungen herzuleiten haben; das macht auch nicht allzuviel Schwierigkeiten. Wir beginnen die Schilderung also damit, diese Leiste zu erklären, die übrigen Veränderungen sind nicht allzu bedeutend. Zunächst interessiert uns ihr vorderstes Ende.

Wenn man den Mundeingang betrachtet, die Rekonstruktionen also von der oralen Seite und etwas von oben her inspiziert, dann springt sofort in die Augen, dass das vorderste Ende der Leiste weit über den vorderen Rand der ersten Schlundbogen herüberragt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieser starke Fortsatz als die weiter vorgewachsene Spitze zu erklären ist, die auch in Stadium VIII und IX zu bemerken war. Die Schwierigkeit liegt nur darin, zu entscheiden, ist diese Leiste das nach vorn gewachsene orale Ende des Tuberculum impar, oder ist sie ein medianes nach vorn herausgewachsenes Stück aus der Vereinigungsstelle der ersten Schlundbogen. Wir werden auf diese Frage noch einzugehen haben bei der histologischen Durchforschung der in Rede stehenden Gebiete, immerhin ist es aber wohl nötig, doch auch hier schon zu dieser Frage Stellung zu nehmen. Die Leiste schreitet ungefähr in demselben Maasse fort, als sich im Laufe der Weiterentwickelung die seitlichen Zungenwülste oralwärts hin vergrössern, und während diese unzweifelhaft von dem Gebiete der ersten Bogen, so weit sie mundwärts schauen, abgetrennt werden, so scheint mir der vorderste jetzt so sehr vorspringende Teil der medianen

Leiste doch durch das oralwärts vorgerichtete Vorwachsen der Spitze des Tuberculum impar entstanden zu sein. Auffallend bleibt dabei natürlich der Umstand, dass ein ursprünglich durchaus nicht in diese Gegend gehöriges Gebilde — denn das Tuberculum impar legt sich ja aboral von dem ersten Bogenpaar an — so weit vorwächst, dass es schliesslich sogar diese selber nicht unbeträchtlich überragt. Denkbar wäre wohl noch die andere eben gestreifte Möglichkeit. Man könnte sich vorstellen, dass im vorigen Stadium z. B. das Wachstum der Spitze des Tuberculum aufhört und sich an diese Spitze weiter oralwärts eine Leiste anlegt, die sich aus dem medialen Gebiet der ersten Bogen differenziert, also eine im Gebiet dieser Bogen jetzt auftretende Copula wäre. Theoretisch liesse sich nicht allzuviel gegen eine derartige Auffassung einwenden. Aber die Durchmusterung der Schnittserien spricht gegen die Annahme, dass die vorderen Abschnitte der Leiste aus zwei Abteilungen bestehen, man müsste dann doch zu irgend einer Zeit eine Differenz in der Struktur jener Leiste finden können. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Die Leiste besteht vom Tuberculum impar bis zum oralen Rande hin aus vollständig einheitlichem Gewebe, während deutlich in der Anordnung der Zellen zu beiden Seiten von ihr, also im Gebiet der seitlichen Zungenwülste, erkennbar ist, dass diese sich an den mittleren Abschnitt heranlegen. Dazu kommt, dass in ihr eine Bildung aufzutreten beginnt, die im ganzen Verlauf durchaus einheitlich ist, und deren oral gerichtetes Vorwachsen auch weiterhin zu verfolgen ist, nämlich das Knorpelskelett der Leiste, das als Processus entoglossus dauernd bestehen bleibt. Selbstverständlich haben wir auf dieses Organ später noch genau einzugehen, aber es ist doch nötig im Interesse der Lösung dieser prinzipiell wichtigen Frage, hier schon auf diesen wichtigen Beweispunkt hinzudeuten. Es bleibt also durchaus nichts weiter über, als zu sagen: die orale Spitze des Tuberculum impar ist

in diesem Stadium über die orale Grenze der ersten Bogen in der Medianlinie hinausgewachsen und während dieses Vorganges legen sich daran die sich immer stärker verbreiternden seitlichen Zungenwülste. Damit ist diesem Teil des Tuberculum impar eine mächtige, weit reichende Beeinflussung der Gestaltung der vorderen Mundhöhlengegend zugefallen.

An der Leiste fällt ferner auf, dass sie, wie das auch die Tafelfigur 20 erkennen lässt, an ihrem oralen Ende ungefähr noch einmal so dick ist, wie an dem Ende, wo das Tuberculum an die Copula im vorderen Gebiet der zweiten Schlundbogen angrenzt.

Forschen wir nun nach den übrigen Teilen des Tuberculum, so ist beim Vergleich mit dem Stadium IX, wo es recht gut als rundlicher breiter Höcker entwickelt war, zu bemerken, dass in der Medianebene auch eine Leiste entstanden ist, die nach vorn in die eben beschriebene Leiste übergeht, also keine scharfe Grenze hat. Nur dadurch ist die Leiste des hinteren Teiles des Tuberculum ausgezeichnet, dass sie nicht so stark vorspringt, also niederer, flacher ist als der vordere Abschnitt. Aboralwärts geht die aus dem aboralen Abschnitt des Tuberculum impar entstandene Leiste kontinuierlich höher werdend in eine auch etwas verbreiterte Leiste über, die zweifellos der früheren gut isolierbaren Copula entspricht, oder wohl besser, aus ihr entstanden ist. Jetzt befinden wir uns im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen. Weiter aboralwärts geht diese „Copularleiste“ in eine deutlich hervorspringende, nach hinten etwas schmäler werdende Leiste über, die bis zum Ende des Branchialgebietes zu verfolgen ist. Dieses letzte Ende entspricht ganz offenbar jener Leiste, die im Stadium VI genauer beschrieben wurde und die sich dort noch gegen die Copula im Gebiet des zweiten und dritten Bogens gut abgrenzte, was jetzt nicht mehr der Fall ist.

In jenem Stadium brachten wir diese Leiste noch in Beziehung zu unter ihr und zum Teil in ihr liegenden Abschnitten des Gefässapparates; das ist jetzt nicht mehr gut angängig, wir werden später von den dort befindlichen Gebilden zu reden haben, die dem Skelettapparat angehören, und deren Entwicke lung wohl die Gefässe von der Nähe des Mundbodens abgedrängt haben.

So sehen wir also in diesem interessanten Stadium eine mediane Leiste das ganze Branchialgebiet durchziehen, die aus drei ursprünglich mehr oder weniger getrennten Stücken zusammengesetzt ist: oral zunächst aus der medianen vorderen Spitze und dem hinteren „Körper" des Tuberculum impar, dann aus der Copula zwischen dem zweiten und dritten Bogen, und endlich aus einer Leiste im Gebiete der vierten, fünften und sechsten Bogen.

Es liegt nun gewiss nahe, diese mediane Leiste ohne weiteres als Copula der Visceralbogen zu bezeichnen. Wie schon besprochen, dürfte dies aber aus verschiedenen angeführten Gründen Schwierigkeiten haben. Der Zerfall in einzelne Stücke, die sich während der Entwickelung aneinander anlegen, brauchte allerdings kein Gegengrund zu sein, denn auch bei niedrigerstehenden Tieren setzt sich die Copula aus einzelnen Teilen zusammen. Vergleichen wir aber einmal das Relief des Mundbodens dieses Stadiums von Lacerta mit den homologen Bildungen bei Amphibien, so weit sie uns durch frühere Untersuchungen bekannt geworden sind, so ergeben sich doch sehr bemerkenswerte Unterschiede[1]). Wenn diese Leiste eine Copula sein sollte, dann verhält sie sich ganz anders als bei den Am-

---

1) Auf die Berechtigung der Übertragung der bei niederen Tieren gebräuchlichen Bezeichnungen des Visceralskelettes auf die Reliefbildungen am Boden der Mundhöhle von Lacerta, die allerdings auch zum Teil durch Knorpelbildungen erzeugt werden, brauche ich hier nicht noch einmal einzugehen.

phibien, dort treten die zweiten bis sechsten Bogen an ein kurzes oralwärts gelegenes Stück der Copula heran, während hier vom ersten Bogen an bis zum sechsten die Copula vorhanden wäre, genau so lang wie das ganze Branchialgebiet selbst, sodass die kürzesten Bogen noch direkt zur Copula gelangen. Dieser Zustand würde uns also auf viel niedrigere Zustände, als wir sie bei den Amphibien finden, verweisen. Deswegen wären also schwere Bedenken gerechtfertigt, die Leiste mit einer Copula vergleichen zu wollen, zumal da wir schon bei jüngeren Stadien von Lacerta eine gewisse Ähnlichkeit mit Amphibien nachweisen konnten. Dieser hier nicht ganz zu umgehenden Erörterung werden wir später noch weitere Ausgestaltung zu geben haben.

Sehen wir uns nun, oral-aboral in gewohnter Weise vorgehend, die weiteren Veränderungen an.

Die ersten Bogen haben nun statt der früheren Einkerbung im vorderen Rand dort die mediane Leiste, die weit nach vorn vorragt. Nur auf der ventralen Fläche finden wir noch eine leichte Furche, die die beiden Bogen in der Mittellinie trennt. Die beiden seitlichen Zungenwülste sind wohl ausgebildet, lateral sind sie durch eine Furche von dem Bogen, aus dem sie entstanden sind, medial von der medianen Leiste getrennt. Die erste Schlundtasche ist noch gut zu erkennen.

Trotzdem die zum Teil schon beschriebenen Veränderungen mit dem Tuberculum impar vor sich gegangen sind, ist dieses doch immer noch zu erkennen und abzugrenzen. Allerdings verdient es nun nicht mehr seinen Namen, der aber gleichwohl beibehalten werden mag. Die mediane Leiste wurde schon er wähnt, an diese schliessen sich zu beiden Seiten sehr wenig prominierende dreiseitige Flächen, die mit der Basis nach der Medianlinie zu, mit der Spitze den ersten Schlundtaschen zugewendet sind. Beim Vergleich mit Stadium IX ergiebt sich, dass das Gebiet des Tuberculum sich etwas lateralwärts ausgedehnt hat, und dass seine Abgrenzung gegen die zweiten

Schlundbogen bei weitem nicht mehr so scharf ist, wie im vorigen Stadium (cf. Tafelfigur 19 u. 20).

Die zweiten und dritten Bogenpaare haben sich kaum verändert. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind durchgängig, ebenso wie nun auch die vierten. Die vierten Bogen sind ausserordentlich kurz und verlaufen in frontaler Richtung. Die fünften Bogen sind die allerkleinsten, sie sind durch eine fünfte Tasche aboralwärts begrenzt, die nicht schlitzförmig wie die anderen ist, sondern eine rundliche Grube bildet. Sie verlaufen nicht frontal, sondern schräg von dorsal-lateral nach ventral-medial. Aboral von ihnen befindet sich noch je ein Wulst auf jeder Seite, der ziemlich genau dorsal-ventral in sagittaler Richtung verläuft. Diese Wülste können entsprechend dem, was ich seiner Zeit beim Säugetier- und menschlichen Kehlkopf (Kallius 97) auseinander gesetzt und oben auch schon einmal erwähnt habe, als sechste Visceralbogen bezeichnet werden, die sich immer deutlicher zu den Arytänoidwülsten umgestalten und später den Kehlkopfeingang begrenzen. Während nun die zweiten, dritten, vierten und sechsten Bogen an ihrer medialen Seite durch einen ziemlich breiten leistenartigen Vorsprung zusammenhängen, der mit dem der anderen Seite dann die zuerst geschilderte mediane Leiste einschliesst (cf. Tafelfigur 20), reichen die fünften Bogen eben wegen ihres geschilderten Verlaufes nicht an diese Verbindungsleisten heran, womit schon gekennzeichnet ist, dass sie eine untergeordnete Rolle spielen, und ihr späteres Verschwinden weiterhin in die Wege geleitet ist.

Durch die mächtig hervorragenden Arytänoidwülste oder sechsten Visceralbogen ist das Lumen des Darmrohres, das früher fast kreisrund war, stark abgeplattet und stellt einen Schlitz dar, der in dorsoventraler Richtung verläuft.

Einen nicht unbeträchtlich weiter entwickelten Zustand stellt die Rekonstruktion des Stadiums XI dar, dessen Abbildung in

Tafelfigur 21 gegeben ist. Trotzdem schliesst es sich aber sehr gut an das eben beschriebene Stadium an. Auch sind jetzt schon die Knorpelanlagen, die in vorhergehenden Stadien in den Schlundbogen recht undeutlich waren, besser abzugrenzen; auf diese wird hier aber zunächst keine Rücksicht genommen, da sie ja im Zusammenhang dargestellt werden müssen. Die hauptsächlichsten Veränderungen betreffen jetzt den oralen und aboralen Teil der Kiemenregion, während die mittleren Partien im ganzen wenig verändert sind.

Immer noch, wenn auch nicht mehr im ganzen Verlaufe gleich deutlich, ist die im vorigen Stadium so besonders ausgeprägte mediane Leiste zu erkennen. Sie geht vom vorderen Rande des Unterkiefers bis zum Kehlkopfseingang hin. Wir werden ihrer bei den einzelnen Gegenden, die zu beschreiben sind, gedenken.

Der erste Schlundbogen, der Unterkieferbogen, ist ganz besonders auffallend verändert. Bisher lag die ganze Region, die wir besprochen haben, ziemlich gut ausgebreitet fast in einer Ebene. Nur im Gebiet der Copula zwischen den zweiten und dritten Paaren der Schlundbogen fiel die Gegend nach hinten etwas ab, sodass der Medianschnitt durch den Mundboden dort die Spitze eines stumpfen Winkels zeigt, der ventralwärts offen ist. Jetzt ist das aber wesentlich anders geworden. Zwar ist der Knick an der eben genannten Stelle noch vorhanden, aber der Unterkiefer ist in seinem vordersten Teil fast rechtwinklig ventralwärts gebogen. Er ist nach vorn schnabelförmig verlängert, und diese Verlängerung weist an seiner obersten Fläche dieselben Eigentümlichkeiten auf, die an dem hinteren Teile des Bogens schon im Stadium X zur Beobachtung kamen. Man sieht also die vorn sich verbreiternde mediane Leiste bis fast zum vordersten Rande des Kiefers reichen; neben ihr liegen die nach vorn fortgeführten seitlichen Zungenwülste, die an der rechtwinkligen Biegung sehr scharf vom Gebiet des

Unterkiefers selbst abgegrenzt sind, während weiter nach vorn, in dem also jetzt neu hinzugekommenen Teile, die Abgrenzung weniger scharf und nur durch eine seichte Furche bezeichnet ist. Der vorderste Teil, der Unterkiefer selbst, ragt jetzt etwas über die genannten Bildungen hervor, was früher nicht der Fall war, indem noch in Stadium X die mediane Leiste den Kiefer nicht unbeträchtlich überragte. Diese rechtwinklige Biegung des Unterkiefers scheint mir besonders bemerkenswert. Sie wird bei etwas älteren Tieren noch stärker, fällt deswegen so auf, weil hierdurch ein Zustand herbeigeführt wird, der sehr wenig ähnlich mit dem des ausgebildeten Tieres ist. Dort liegt der Unterkiefer mit der Längsachse des Tieres parallel, während er hier mit ihr, soweit man bei den gekrümmten Embryonen die Längsachse als Vergleichsmoment benützen kann, einen rechten Winkel bildet, also an Zustände erinnert, die wir bei Vögeln und bei Säugetieren in älteren Embryonalstadien und bei ausgewachsenen Individuen finden. Ob diese bei Reptilien vorübergehende Stellung (denn schon bei älteren Embryonen finden wir Zustände, die dem ausgewachsenen Tiere gleichen) nur auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind[1]) oder ob hier phylogenetisch wichtige Momente in Frage kommen, ist zu erwägen. Denkbar wäre schon, dass Reptilienvorfahren einen mehr schnabelförmigen Kiefer besessen hätten, und dass seine in der Längsachse des Körpers gelegene Stellung bei den Lacerten durch Anpassung erworben wäre. Doch wird bei der Betrachtung der bisher beschriebenen Rekonstruktionen ohne weiteres klar, dass gerade die dorsale Fläche der vorderen Mundhöhlengegend sich durch schnelles Wachstum und durch mächtige Neubildungen auszeichnet, sodass diese Knickung wohl allein durch mechanische Ursachen bedingt sein könnte. Solange wir keine weiteren Gründe stammesentwickelungsgeschicht-

1) Rathke (39) hat auf diese Biegung bei der Natter aufmerksam gemacht, und führt sie auf mechanische Bedingungen zurück.

licher Natur haben, dürfen wir diese mechanische Erklärung wohl als allein berechtigte ansehen.

Wir beobachten also eine beträchtliche Verlängerung des Unterkiefers, verbunden mit Verlängerung der auf ihm gelegenen Bildungen, die aus den seitlichen Zungenwülsten und der zwischen ihnen liegenden weit vorgewachsenen Spitze des Tuberculum impar bestehen.

Sehen wir uns nun nach dem Gebiete des aboralen Teiles des Tuberculum impar um, so scheint es, als wenn es jetzt wieder etwas deutlicher abgrenzbar wäre, als in dem vorigen Stadium [1]). An der Stelle, wo wir es zu suchen haben, ist die mediane Leiste weniger vorspringend, und seitlich von ihr befindet sich je ein kleines, etwas eingesunkenes Feld, das an der Figur wohl eben noch zu bemerken ist. Im ganzen hat die Stelle die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes, dessen Basis auf den zweiten Schlundbogen ruht und dessen Spitze fast bis dorthin in der medianen Leiste reicht, wo sie mit dem ganzen Unterkiefer die rechtwinklige Biegung zeigt. Ähnlich wie im vorigen Stadium ist die Grenze der Gegend des Tuberculum impar gegen die zweiten Bogen mehr verwischt, sie werden in ihrem medialen Abschnitt gewissermassen mit in die Bildung des vorderen Teiles der nun wohl unverkennbaren Zungenanlage hineingezogen. Das zeigt sich ferner auch darin, dass ihre Längsachsen deutlich von hinten aussen nach vorn innen verlaufen, also nach vorn und nach der Mittellinie hin convergieren und einen aboralwärts offnen stumpfen Winkel bilden, während vorher (IX) ein gestreckter, noch früher (VI) ein dort oralwärts offener Winkel vorhanden war. Diese Stellungsänderung ist offenbar mechanisch zu erklären, indem die medialen vorn

[1]) Dies tritt bei der Vergleichung der Tafelfiguren 20 und 21 nicht so deutlich hervor, wie bei der Betrachtung der Modelle selber, die man von verschiedenen Seiten und bei verschiedener Beleuchtung viel genauer untersuchen kann.

gelegenen Gebiete der Kiemenregion durch ihr rapides Wachstum in der That einen Zug an den hinter ihnen gelegenen Partien ausüben. Auch auf die dritten Schlundbogen erstreckt sich dieser Enfluss.

Im Gebiet dieser zweiten und dritten Bogen ist die mediane Leiste, die aus der Copula entstanden war, nicht mehr ganz so deutlich ausgebildet, aber doch immer noch zu erkennen. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind noch durchgängig. Die vierten Bogen sind sehr kurz und etwas verbreitert. Die fünften Bogen sind nur ganz klein, sodass sie in der Tafelfigur nicht mehr zu erkennen sind. Die vierte Schlundtasche ist ganz schmal, ist aber an dem mir zur Verfügung stehenden Embryo durchgängig.

Die sechsten Bogen, die als Arytänoidwülste bezeichnet worden waren, sind breit und dick und legen sich in der Mittellinie dicht an einander, in ganz ähnlicher Art, wie es von mir bei den Säugetieren beschrieben worden ist. Jetzt kann man somit auch bei diesem Tiere von einem wohl erkennbaren Larynxeingang sprechen; bis zu ihm reicht die im Gebiet der zuletzt besprochenen Schlundbogen wohl ausgebildete Fortsetzung der medianen Leiste. Die höchste Wölbung der Arytänoidwülste steht ungefähr in derselben frontalen Ebene, die durch die fünften Schlundtaschen gelegt werden kann, woraus sich ergiebt, dass sie schon auf dem Wege sind, in oraler Richtung vorzurücken.

Im nun folgenden Stadium XII sind Veränderungen vor sich gegangen, die für die definitive Gestaltung der Zunge von allergrösster Bedeutung sind (Tafelfigur 22).

Das Gebiet der ersten Schlundbogen hat im Wachstum alle anderen weit überflügelt. Auf ihm ist nun auch ein Gebilde, das man Zunge nennen darf, wohl abzugrenzen. Bei der Ansicht von der dorsalen, also der Seite der Mundhöhle her, sieht man zunächst die beiden Unterkieferbogen nach der Mittellinie

hin konvergieren. In der Mitte sind sie am vorderen Rande von einander durch eine deutliche Furche getrennt. Die Verlaufsrichtung der beiden Bogen wird angezeigt durch ihren seitlichen Rand[1]). Diese beiden Ränder bilden zusammen einen Winkel von ca. 60°. In dem eben beschriebenen jüngeren Stadium beträgt derselbe Winkel ungefähr 100°, während er bei noch jüngeren Embryonen gegen 180° betragen mag. Aus diesen Zahlen ergiebt sich schon ein deutliches, oralwärts gerichtetes Hervorwachsen der medialen Teile der beiden Bogen, auf das schon mehrfach hingewiesen wurde, das aber noch nie so rapide vor sich gegangen war, wie in der Zeit zwischen Stadium XI und XII.

Dementsprechend sehen wir nun auch die beiden seitlichen Zungenwülste, die zwischen sich die mediane Leiste fassen, und die im zuletzt geschilderten Stadium vorn an der Grenze in das Niveau der ersten Schlundbogen übergingen, ausserordentlich mächtig vergrössert.

Noch ist die mediane Leiste ebenfalls zu erkennen, aber sie hört ein nicht unbeträchtliches Stück aboralwärts von der erwähnten Incisur, die die beiden Unterkieferbogen in der Mitte abgrenzt, auf deutlich hervorzuragen und verliert sich ganz allmählich in dem medianen Gebiet, in dem die Bogenhälften aneinander stossen. An diese Leiste legen sich die seitlichen Zungenwülste an, die jetzt sehr scharf von dem Gebiet der Schlundbogen durch eine tiefe Furche abgegrenzt sind.

Im Gebiet des ersten Bogens entsteht somit eine mittlere, durchaus zungenförmig zu nennende Hervorragung, die breit dieser Gegend aufsitzt. In der Medianlinie ragt eine leistenförmige Bildung über die an sie grenzenden seitlichen Zungenwülste hinaus, die nach vorn sich verschmälernd zugespitzt zu-

[1]) Ausserdem natürlich auch durch die in ihnen gelegenen Knorpelanlagen, auf die ja aber hier noch nicht eingegangon werden soll.

sammen mit der medianen Leiste enden. So kommt also auch eine Art Zungenspitze zustande, die aber nicht über die Unterlage, wie man es sonst zu sehen gewohnt ist, zipfelförmig hervorragt.

Verfolgen wir die Zungenanlage nun nach hinten, so ist an dieser Rekonstruktion besonders deutlich der auch im vorigen Stadium schon gebührend hervorgehobene rechte Winkel, in dem die ganze Zungenanlage ventralwärts umbiegt, zu finden. An dieser Stelle hatten wir noch im vorigen Stadium die Abkömmlinge des Tuberculum impar erkennen können und die jetzt beschriebene Rekonstruktion schliesst sich hier so gut an früheres an, dass wir ebenfalls bestimmt sagen können: wir befinden uns nun im Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar.

Auch hier ist wieder, sogar noch etwas deutlicher als vorher, die mediane Leiste zu finden, die sich ganz kontinuierlich an die im Gebiet des ersten Bogens beschriebene anfügt. Dann ist aber ein Fortschritt gegen vorher darin zu bemerken, dass die vorderen medianen Abschnitte des zweiten Visceralbogens vollständig mit hineingezogen sind in die Gegend des Tuberculum. Von diesem Vorgang waren die Anfänge schon im Stadium XI deutlich zu erkennen. Jetzt ist es an der Rekonstruktion nicht mehr möglich zu unterscheiden, welche Teile dieses Abschnittes der Zungenanlage dem Tuberculum, und welche dem zweiten Schlundbogen angehören. Die zweiten Bogen strahlen also, sich medial verbreiternd in die Zunge hinein. Die Verlaufsrichtungen der beiden Bogen jederseits bilden einen aboralwärts offenen Winkel, der spitzer geworden ist, als im letzten Stadium. Der Winkel mag jetzt ungefähr 90° messen. Die dritten Bogen verlaufen den zweiten parallel und sind nur durch eine seichte (zweite) Schlundtasche von ihnen getrennt. Natürlich ist diese Schlundtasche nicht mehr durchgängig und erreicht auch nicht mehr das Ektoderm. Wie im einzelnen der Verschluss der Tasche erfolgt, habe ich nicht genauer feststellen können, da mir Zwischenstadien fehlen. Auch scheint der Verschluss sehr

schnell vor sich zu gehen. Wahrscheinlich legen sich die zu der Tasche zugehörigen Bogen eng aneinander und dort, wo sie sich berühren, verschwindet dann die trennende doppelte Epithellage.

Im ganzen Gebiet der dritten und auch im aboralen Teil der zweiten Bogen ist ausserdem eine für die Zungenanlage äusserst wichtige Falte zu bemerken. Sie verläuft an der Grenze des lateralen und mittleren Drittels des dritten Bogens in einer lateral konvexen Biegung, deren orales Ende noch auf den hinteren Teil des zweiten Bogens übergeht. Dort liegt das orale Ende der Falte weiter lateral als der eben beschriebene Anfang, der sich am hinteren Rande des dritten Bogens befindet. Diese Falte dient offenbar dazu, die Gebiete des dritten und zweiten Bogens, die zur Zungenbildung benutzt werden, von denen, die den übrigen Teil des Mundbodens bilden, abzugrenzen.

Die dritten Schlundtaschen sind nach der Mundhöhle zu ganz flach. Als solider Epithelstrang sind sie noch eine kleine Strecke weit in das Bindegewebe hinein zu verfolgen. Natürlich sind diese Taschen auch nicht mehr durchgängig. Die vierten Bogen sind als irgend wie beträchtliche Wülste nicht mehr zu erkennen, vor allen Dingen deswegen nicht, weil die vierten Taschen verschwunden sind, nur ein solider Epithelstrang zeigt durch seine Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle die ehemalige Lage der Tasche an. Die fünften Bogen und Taschen sind gänzlich geschwunden. Aber in das Gebiet dieser zuletzt genannten Bogenpaare erstreckt sich die aborale Fortsetzung der Falte hinein, die wir im Gebiet des dritten und teilweise auch im Gebiet des zweiten Bogens gefunden haben. Sie grenzt scharf von jeder Seite her ein medianes Gebiet des Bodens der Rachenhöhle ab, das sich kontinuierlich an die vorher bis zum dritten Bogen hinab verfolgte Zungenanlage anschliesst. Am hintersten Ende dieser Region liegt die von zwei rundlichen,

flachen Wülsten begrenzte Öffnung des Kehlkopfes. Da wir diese nach den Betrachtungen, die wir bei Stadium XI angestellt haben, genau in dem Bereich der sechsten Bogen lokalisieren konnten, so finden wir also in den eben genannten Wülsten die sechsten Bogen wieder. Allerdings müssen sich diese, da die ganze Gegend des Aditus laryngis recht stark in das Lumen der Rachenhöhle hervorragt, gehoben, ja sogar oralwärts vorgeschoben haben, denn das rundliche Loch des Aditus liegt nun etwa in der Höhe der vierten Schlundbogen. Hier vollzieht sich also ein ganz ähnlicher Vorgang, wie ich ihn seiner Zeit bei der Entwickelung des Säugetierkehlkopfes beschrieben habe und wie ihn Gegenbaur (92) auch vergleichend anatomisch durch Betrachten der ausgebildeten Formen der verschiedenen Tierklassen erwiesen hat. Der Anfang dieses Vorrückens war schon im vorigen Stadium zu beobachten.

Es scheint bemerkenswert, dass die ganze hintere Wand des Kehlkopfes und auch die vordere des dann aboralwärts folgenden Ösophagus fest mit der anliegenden Schleimhaut verwachsen ist, sodass dort keine Spur eines Lumens zu erkennen ist. Erst nach einer geraumen Strecke zeigt der Ösophagus dann wieder ein Lumen (cf. auch Textfigur 42).

Nicht ohne Mühe lässt sich das nächst ältere mir zur Verfügung stehende Stadium XII mit den eben geschilderten Verhältnissen in Beziehung bringen. Trotz vielfacher Bemühungen ist es mir nicht gelungen, ein Zwischenstadium zwischen XII und XIII zu erhalten, woraus ich zugleich entnehme, dass die Umbildungen ganz ausserodentlich schnell vor sich gehen. Jedoch bei genauer Erwägung und bei Rücksichtnahme auf die Knorpel, von denen bald die Rede sein wird, kommt man wohl über die grössten Schwierigkeiten hinweg.

Bei Betrachtung der Rekonstruktion ist besonders auffallend, dass jetzt die ganze Gegend des Unterkiefers sich mit dem Kehlkopfeingang in die Längsachse des Körpers gestreckt hat. Jetzt

besteht also nicht mehr die vorhin an der Zungenanlage geschilderte rechtwinklige Knickung, sondern die Verhältnisse ähneln nun durchaus denen des erwachsenen Tieres, bei dem der Unterkiefer mit den Teilen des Bodens der Mundhöhle in der Längsachse des ganzen Körpers liegt.

Man kann jetzt sehr wohl schon eine allseitig abgrenzbare „Zunge“ erkennen, die im Vergleich mit den Bildungen des vorigen Stadiums, aus denen sie doch entstanden ist, ziemlich klein ist. Mit diesem deutlichen Zurückbleiben im Wachstum und mit dem nachweisbaren nicht unbeträchtlichen Vor- und in die Länge Wachsen des Unterkiefers selbst, mag die eben erwähnte Streckung wohl zusammenhängen.

Die Inspizierung des vorderen Teiles der Rekonstruktion ergiebt, dass die beiden seitlichen Zungenwülste jetzt durch eine tiefe Furche lateral von dem Gebiet des Unterkiefers getrennt sind. Auch am vordersten Ende, wo sie im vorigen Stadium noch undeutlich vom Unterkiefer abzugrenzen waren, sind diese Wülste durch tiefe Furchen getrennt, springen sogar als zwei seitliche Spitzen der Zunge nicht unbeträchtlich über die Unterlage hervor, und überragen die sogleich zu erwähnende, von früheren Stadien her bekannte mediane Leiste. So zeigt die Zunge also hier vorn zwei laterale Spitzen, die als vorderste Teile der Zungenwülste, die sich von dem Boden der Mundhöhle abgelöst haben, aufzufassen sind. Die Furchen, die seitlich die Zungenwülste vom Unterkiefer trennen, konvergieren median- und ventralwärts, sodass nun die Anheftungsstelle der Zunge am Boden der Mundhöhle schmaler ist als am Dorsum linguae. Von einem solchen kann man nun wohl sprechen, denn ähnlich wie im vorigen Stadium setzen sich die Seitenflächen der Zungenwülste rechtwinkelig gegen die ziemlich plane obere (dorsale) Fläche ab, an der die sogleich zu erwähnenden Einzelheiten noch an den früheren Zustand erinnern. Zwischen den beiden Spitzen der Zunge liegt in der Mittelebene die bekannte mediane Leiste,

allerdings nur schwach ausgebildet. Sie verläuft ventralwärts nach dem Boden der Mundhöhle zu und verliert sich in ihm. Während sie in früheren Stadien die seitlichen Zungenwülste vorn überragt, ist dies nicht mehr der Fall, ja sie ist dort sogar an die ventrale Seite der Zunge verlagert worden, da die Zungenwülste gewissermassen über sie hinausgewachsen sind. Aus ihr ist also eine Bildung entstanden, die durchaus dem Frenulum der erwachsenen Zunge entspricht.

Auf dem Rücken der Zunge ist namentlich im hinteren Abschnitt diese mediane Leiste auch deutlich zu sehen, sie ragt aber nicht mehr wie früher über die seitlichen Zungenwülste hinüber, sondern diese liegen mit ihren höchsten Stellen in demselben Niveau mit ihr. Daraus ergiebt sich, dass ein beträchtliches Hervorwachsen der Zungenwülste in dorsaler Richtung, also in die Mundhöhle hinein, stattgefunden hat. Im hinteren Teile der Zunge, ungefähr an der Grenze des dritten und vierten Viertels der ganzen Länge (von vorn her gerechnet) ist ein höchster Punkt der medianen Leiste zu erkennen; bis zu diesem steigt die Leiste von vorn nach hinten an, um dann wieder abzufallen. Es liegt nahe diesen Punkt mit der bis zum vorigen Stadium mit ziemlicher Sicherheit zu erkennenden vorderen medianen Grenze des Körpers des Tuberculum impar in Beziehung zu bringen; meiner Meinung nach ist man dazu auch berechtigt, wie ich aus genauer Betrachtung der Rekonstruktionen schliesse. An den Abbildungen ist dies natürlich nicht mit derselben Deutlichkeit zu erkennen, denn sonst müsste man zu viel Ansichten der Modelle von verschiedenen Seiten hergeben, was aber kaum ausführbar ist.

Die mediane Leiste ist bis zum Kehlkopfseingang hin zu verfolgen. Dieser liegt, wie erwähnt, in einer Richtung mit dem Verlaufe der Längsachse des Unterkiefers und der Zunge, liegt aber so dicht hinter der Zunge, dass man, wie die Vergleichung mit früheren Stadien ergiebt, in denen sich dieser Vorgang schon

vorbereitete, weiterhin ein beträchtliches Vorrücken dieses Organes in oraler Richtung annehmen muss. (cf. Tafelfigur 20--24.)

Da wir in der Mittellinie eine Grenze des Körpers des Tuberculum impar noch angedeutet fanden, haben wir natürlich nachzusehen, ob eine solche sich auch in den lateralen Teilen findet. Dies ist aber nicht mehr der Fall; die seitlichen Zungenränder zeigen von vorn bis zu ihrem laryngealen Ende keine abgrenzbaren Bezirke mehr, höchstens darin, dass eine Verbreiterung des hinteren Endes gegen das mittlere Gebiet wohl zu bemerken ist. Diese gehört allerdings mit einiger Wahrscheinlichkeit dem Tuberculum impar, oder dem Orte, wo es sich in Beziehung mit den zweiten Schlundbogen gesetzt hat, an; davon nachher noch einiges.

Die seitlichen Zungenwülste hatten wir als Derivate der ersten Schlundbogen kennen gelernt. Wir fragen nun, wo sind die zweiten und folgenden Bogen zu erkennen? Zu dem Zweck haben wir zunächst natürlich nach der ersten Schlundtasche zu suchen. Diese ist am oralen Rande der eben erwähnten hinteren Verbreiterung der Zunge zu erkennen, denn dort befindet sich noch eine deutliche Vertiefung (cf. Tafelfigur 24 I.), die nach vorn in die Rinne ausläuft, die die seitliche Begrenzung der Zunge angiebt. Wie die Tafelfigur 24 weiter lehrt, liegt nach hinten von dieser Furche eine kleine Wulstung, vermittels der die Zunge mit der seitlichen Rachenwand in Verbindung steht. Diese kleine Wulstung ist nach hinten durch eine kleine Rinne begrenzt, auf die wieder eine Wulstung folgt, die zur Grenze zwischen Kehlkopf und Zunge geht. Es liegt nahe, die Wulstung hinter der ersten Schlundtasche als zweiten, die von ihr durch die kleine Rinne getrennte Wulstung als dritten Schlundbogen aufzufassen. Dem entspricht aber nicht das Verhalten der hier wohl ausgebildeten Knorpel. In dem hinter der ersten Schlundtasche gelegenen Wulste liegt nicht der zweite Visceralknorpel, sondern dieser liegt in dem letzten

Wulste, der zur Grenze zwischen Zunge und Kehlkopf hinführt. Wenn man an diesen Umstand anlehnend behaupten wollte: weil unter diesem Wulst der zweite Schlundbogenknorpel liegt, muss er auch der zweite Schlundbogen sein, so würde man zweifellos einen grossen Fehler begehen, denn es ist leicht an der Hand verschiedener Rekonstruktionen (cf. auch Textfiguren 52 a—d) nachzuweisen, dass in dieser Zeit der Zungenentwickelung eine beträchtliche Verschiebung oralwärts beginnt, die die Teile der Zunge selbst über jene Knorpelspangen hinausschiebt. Auf diesen wichtigen Vorgang können wir erst später im Zusammenhang eingehen; hier sei eben nur das erwähnt, dass es durchaus unmöglich ist die Lage der Knorpel zu den Gebilden des Mundbodens in der Weise in Beziehung zu bringen, dass man sagt, die über einem der Zahl nach bestimmten Knorpel liegenden Bildungen gehören dem Schlundbogen derselben Zahl an. Wir können in dem Falle nur das eine sagen, dass jene zur Seite der Zunge befindlichen Wülste wohl dem zweiten resp. dritten Bogen angehören können, wenn auch die Lage der Knorpel dagegen zu sprechen scheint[1]). Allerdings sind dann diese Bogen ganz ausserordentlich schmal und klein geworden, was aber nicht auffallen darf, da es ja feststeht, dass sie im Laufe der Entwickelung allmählich immer weiter aufgebraucht werden. Ehe wir aber auf die Abkömmlinge der einzelnen Bogen eingehen, haben wir die vorliegenden Bildungen erst genau weiter zu beschreiben.

Auch im aboralen Abschnitt ist die Zunge sehr deutlich durch die vom Dorsum linguae abfallenden Seitenränder von dem übrigen Mundboden und von der eben beschriebenen Gegend geschieden. Die im Stadium XII sich dort anbahnende

[1]) Ähnlich wie mit den Knorpeln verhält es sich auch mit den Nerven, die sich ebenfalls in einem so späten Stadium nicht mehr zur genauen Lokalisierung der Schlundbogengebiete eignen. Davon später noch mehr.

Grenze ist also vollständig geworden. An der Seite der Zunge, die nach dem Kehlkopf hinsieht, ist auch ein Abfall von dem im ganzen planen Dorsum her zum genannten Organ vorhanden, der aber nicht so steil ist, wie an den schon beschriebenen Seitenrändern. Dieser hintere Abhang zeigt ausser der schon erwähnten medianen Leiste, die sich bis zum Larynx hin fortsetzt, eine neben ihr auf jeder Seite sagittal verlaufende niedrige Leiste. Von dem lateralen Rande dieser hinteren Zungenfläche, der da liegt, wo sie mit den seitlichen Zungenflächen zusammenstösst, ist die eben erwähnte Leiste durch eine Furche abgegrenzt, sodass diese lateralen Ränder auch wieder nach hinten leistenförmig hervorragen, und man diese Leisten als Randleisten bezeichnen könnte. Die Verlaufsrichtung der Ränder divergiert etwas gegen den Boden der Mundhöhle zu, und ist also nicht parallel der Richtung der soeben genannten Leisten. So zeigt dieses Stadium an dieser hinteren Zungenfläche im ganzen fünf Leisten, die auf der Tafelfigur 24 dargestellt sind.

Aboral von der nun vollständig beschriebenen Zunge liegt der sich stark in die Rachenhöhle vorwölbende Larynx. Sein Eingang schaut als kleines rundliches Loch fast genau dorsalwärts. Er liegt dicht hinter der Zunge, von ihr nur durch ein kleines rundliches Höckerchen getrennt, zu dem, wie das auch die Abildung gut wiedergiebt, von der seitlichen Rachenwand her zwei schmale Falten herantreten. An diesem medianen Höckerchen endet oral die mediane Leiste der Zunge, die sich dort zugleich etwas verbreitert. Dieses Höckerchen sieht so wie eine kleine rudimentäre Epiglottis aus, deren seitliche Falten den Aditus laryngis zu umgreifen scheinen, an die die Zungenleiste als eine Art Frenulum epiglottidis herantritt. Jedoch will ich diesen Vergleich nicht zu weit ausspinnen, was mir im Hinblick darauf, dass ich nichts absolut Sicheres über die Entstehung und über das konstante Auftreten dieser Bildung sagen kann, auch zu gewagt erscheint. Dass das Höckerchen ein Teil

der ursprünglich zwischen die Arytänoidwülste verlaufenden medianen Leiste ist, scheint mir sicher zu sein; ob die seitlichen Falten jedoch reduzierte Schlundbogen (vierte?) sind, ist äusserst zweifelhaft. Diese Formationen bilden sich im Verlaufe der weiteren Entwickelung fast vollständig zurück. Die ganze Kehlkopfgegend ist nun durch eine tiefe Furche von der Zunge definitiv getrennt.

Wir haben noch die äusserst wichtige Frage zu beantworten: welche der im Stadium XII beschriebenen Schlundbogen oder sonstige Bildungen sind in den hinteren Abschnitt der Zunge mit hineinbezogen. Wie das Tuberculum impar mit seiner vorderen langausgezogenen Spitze verwendet wurde, ist eben schon ausführlich dargelegt worden. Der hintere Hauptteil dieses Tuberculum und seine seitlichen Fortsätze werden sicher ebenfalls für die Zungenbildung verwendet, und zwar reichen diese letzteren sicher bis an ihren lateralen Rand und enden dort nicht weit oral von der beschriebenen hinteren Randleiste der Zunge. Eine sichere Abgrenzung ist aber nicht zu geben, da auch die histologischen Bilder jener Gegend keine präzisere Differenzierung erlauben wegen der von verschiedenen Seiten hineinwachsenden Knorpel, Muskeln und Nerven. Ferner erscheint es mir zweifellos, dass die im Stadium XII durch die dort beschriebene Falte abgegrenzten Teile der zweiten und dritten Schlundbogen mit für den Aufbau der Zunge verwendet werden, jedoch ist auch hier eine scharfe Begrenzung der einzelnen Bildungen unmöglich, zumal da ja auch im Stadium XII an den medial von jener Falte liegenden Schlundbogengebieten eine Art Planierung der Oberfläche begann, durch die die Schlundtaschen und somit eine sichere äussere Abgrenzung der einzelnen Bogen illusorisch wird. Dass jene an der hinteren Zungenfläche liegenden Leisten, die lateral von der medianen Leiste zu sehen waren, mit dem Oberflächenrelief der beiden hier verwendeten Schlundbogen, woran

man wohl denken könnte, in Zusammenhang gebracht werden dürfen, sodass die Randleiste dem zweiten, die mediale Leiste dem dritten Bogen gehören, ist wohl mit Sicherheit auszuschliessen, zumal wenn man die eben erwähnte Planierung dieser Gegend bedenkt, die schon im Stadium XII begann. Ob diese Leisten nur Faltenbildungen sind, die vorübergehende Bedeutung haben, etwa bedingt durch Wachstumsverhältnisse im Innern der Zunge kann ich nicht mit Gewissheit entscheiden. Mit Abdrücken von Reliefbildungen am Dache der Rachenhöhle, woran man wohl auch denken könnte, hängen sie nicht zusammen. Sie haben für die weitere Formgestaltung der Zunge keine Bedeutung, denn sie verschwinden recht bald vollständig.

Die im vorigen Stadium bestehende Verklebung des Ösophagus ist noch vorhanden.

Die wesentlichsten Teile der Zunge sind nun angelegt und ihrer Herkunft nach sichergestellt; immerhin bestehen noch beträchtliche Unterschiede mit dem ausgebildeten Zustand. Deshalb wurde noch eine Rekonstruktion bei 60 facher Vergrösserung von einem älteren Embryo (Stadium XIV) angefertigt, die in Tafelfigur 25 abgebildet ist.

In diesem Stadium hat die Zunge eine ähnliche Form wie im eben beschriebenen. An der Zunge sind nun zwei deutliche Spitzen vorhanden, die durch weiteres Vorwachsen der freien vorderen Enden der seitlichen Zungenwülste entstanden sind.

Das vorhin noch deutliche Frenulum, das wir aus der medianen Leiste entstehen sahen, liegt als ganz kurzes Gebilde nur auf der Unterseite der Zunge. Ähnlich wie nach vorn die Zungenwülste über die mediane Leiste hinausgewachsen sind, so sind sie es auch auf dem Dorsum linguae, wenigstens in dem bei weitem grössten Teile der Zunge. So kommt es, dass an Stelle einer medianen Leiste eine mediane Rinne zwischen den beiden Zungenwülsten zu sehen ist. Nur im hinteren Teil hat sich die mediane Leiste erhalten und zieht

in bekannter Weise zu dem Kehlkopf hin. Die Rinnen, oder tiefen Furchen, die die Seitenteile der Zunge gegen die lateralen Gegenden des Mundboden abgrenzen, sind tiefer geworden.

Mit dem erwähnten Vorwachsen der Zunge hängt natürlich zusammen, dass der ganze Unterkiefer länger und zugleich spitzer geworden ist. Die Spitze ist dadurch zustande gekommen, dass namentlich die vordersten Teile stark gewachsen sind, was sich auch in der Gestaltung der Zunge selbst deutlich ausspricht.

Jetzt ist es nun kaum mehr möglich, das Gebiet des Tuberculum impar irgendwie sicher abzugrenzen, es müsste denn sein, dass man in dem hinteren Teil der Zunge, dort wo die mediane Leiste noch sichtbar ist, jenes Gebiet wieder erkennt; zwingende Gründe sind dafür aber nicht vorhanden. Ebensowenig sind jetzt noch erkennbare Schlundbogen am hinteren Teil der Zunge und an den seitlichen Rachenwänden zu sehen.

Am laryngealen Rande der Zunge tritt lateral je eine Spitze deutlich hervor, die sich an der Stelle befindet, wo im vorigen Stadium, das die Hinterseite der Zunge fast rechteckig gestaltet zeigte, die langen Seitenflächen mit der queren Hinterwand zusammenstiessen; dadurch ist die für die Eidechsenzunge so ungemein charakteristische Form, mit den nach hinten divergierenden Zipfeln eingeleitet. Nach dem, was beim vorigen Stadium angegeben war, darf man wohl in diesen Zipfeln noch Gebiete der zweiten oder dritten Schlundbogen vermuten.

Der Kehlkopf berührt jetzt nicht nur den hinteren Rand der Zunge, sondern hat sich zwischen die hinteren Zipfel der Organe zwischengeschoben. Das Höckerchen am lingualen Rande des Larynx ist ebenso wie die von ihm ausgehenden Falten verschwunden. Die Verklebung des Ösophagus ist in der Medianlinie teilweise noch erhalten.

Obgleich nun die Zunge des eben bezeichneten Tieres sehr ähnlich der des erwachsenen ist, so habe ich doch noch, um Klar-

heit über die unter der Zunge liegenden Bildungen zu erhalten, eine Rekonstruktion von einem fast ausgebildeten Tier (Stadium XV) gemacht, die in Tafelfigur 27 abgebildet ist. Über diese Bildungen, die mir doch von Interesse zu sein scheinen, habe ich in der Litteratur sehr wenig Angaben gefunden, weswegen ich doch noch auf sie, auch beim erwachsenen Tiere, eingehen muss.

Zunächst will ich die Rekonstruktion beschreiben. Die Zunge hat, von dorsal her gesehen, durchaus die Gestalt wie beim erwachsenen Tiere. Vorn sind die beiden Zipfel deutlich ausgebildet, die auch in der letzten Rekonstruktion schon zu erkennen waren. Diese beiden Zipfel und ein hinter ihnen liegendes beträchtliches Stück des vorderen Teiles der Zunge ragen frei nach vorn hervor. Dieses freie Ende der Zunge ist annähernd so gross, wie beim erwachsenen Tier. Es ist in seinem unpaaren Abschnitt deutlich rinnenförmig, ebenso wie noch ein kleiner Bezirk des festgewachsenen Teiles der Zunge.

Den Rand der Rinne bildet der Rand der Zunge, der fast zugeschärft erscheint. Der darauf folgende Abschnitt der Zunge zeigt keine Rinne, sondern ist im Gegenteil schwach in frontaler Richtung gewölbt. Die hinteren beiden Zipfel der Zunge ragen jetzt als abgerundete Gebilde nach hinten stark hervor und umfassen den Kehlkopfseingang, wie beim erwachsenen Tier. Der Zungengrund, soweit er unpaar ist, zeigt wieder eine leichte Rinne, die aber flacher ist, als die im vorderen Teil beschriebene[1]).

Zwischen dem hinteren Ende der Zunge und dem Kehlkopf ist nur ein schmaler Spalt, in dem keine Reste der Copula (der medianen Leiste) mehr zu sehen sind. Der Kehlkopf ist

1) Die vorderen und hinteren dorsalen Rinnen der Zunge sind auch in der Tafelfigur, die eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, wohl zu erkennen.

also noch näher an den hinteren Zungenrand herangerückt, als bei dem zuletzt beschriebenen Stadium. Auch in diesem Punkte ist die Ähnlichkeit dieses Embryo mit dem Zustande des erwachsenen Tieres vollkommen.

Betrachten wir nun die Unterseite der Zunge, so ist an ihrem vollständig freien Teil, soweit er unpaar ist, dort, wo die untere Fläche mit dem Seitenrande der Zunge zusammenstösst, eine seichte Furche zu bemerken, die der Längsachse der Zunge parallel verläuft und auch auf den angewachsenen Teil der Zunge hin zu verfolgen ist; dort wird sie namentlich im hinteren Drittel der Zunge sehr deutlich und tief.

Nimmt man nun den freien Teil der Zunge in die Höhe, so sieht man unter ihm eine bemerkenswerte Bildung. Der fest gewachsene Teil der Zunge ist durch je eine nach der Mittellinie hin ventralwärts konvergierende Furche von den seitlichen Teilen des Mundbodens abgegrenzt; dadurch ist also die ventrale Fläche der Zunge viel schmaler als das Dorsum. Diese Falten hören nun nicht, wie man vermuten sollte, unter dem freien Teil der Zunge auf, sondern sind noch ein beträchtliches Stück nach vorn hin zu verfolgen; sie verlaufen oralwärts und ventralwärts konvergierend, und hören, dicht neben der Mittellinie liegend, ein beträchtliches Stück von der Spitze des Unterkiefers entfernt auf (cf. Tafelfigur 27).

So wird unter dem freien Teil der Zunge ein nach vorn spitz in dem Mundboden verlaufendes Gebilde abgetrennt, das nach hinten in den Körper der Zunge übergeht, da dieselbe Furche, die jederseits den festgewachsenen Teil der Zunge abgrenzt, auch diesen vorderen Abschnitt, der unter der Zungenspitze liegt, von dem übrigen Mundboden trennt. Aboralwärts hört am festgewachsenen Teil der Zunge die eigenartige Bildung nicht vollkommen auf, sondern ist in die untere Fläche der Zunge hin zu verfolgen, wo sie durch eine mehr oder weniger gut entwickelte Furche vom Körper der Zunge abgeschieden

ist. Die Tafelfigur zeigt diese unter der Zunge liegende Formation recht gut, sowie auch, da sie eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, den ganzen Verlauf der eben beschriebenen Furche an der seitlichen Unterfläche der Zunge; im hintersten Teile der Zunge ist sie nicht mehr vom Zungenkörper abzugrenzen. Die Textfigur 47 zeigt einen Querschnitt dieses Organes im Gebiet des vorderen freien Teiles der Zunge; Textfigur 50 und 51 zeigt je einen Querschnitt durch den hinteren festgewachsenen Körper der Zunge und lässt deutlich die eben beschriebene Furche am unteren Umfang des Seitenrandes der Zunge erkennen. Diese drei Textfiguren sind von dem Embryo, dessen Zunge in Tafelfigur 27 (Stadium XV) abgebildet ist. Textfigur 46 ist ein Querschnitt der Zunge des erwachsenen Tieres in ähnlicher Gegend angelegt, wie der des Embryo von Textfigur 51.

Zweifellos ist in diesem Gebilde das vorher beschriebene Frenulum linguae enthalten, das man sich auch durch Aufheben und Anziehen der Zungenspitze sichtbar machen kann. Aber so weit ich mich an meinem, in diesen älteren Stadien nicht ganz lückenlosen Material, unterrichten konnte, werden auch Teile des Mundbodens, oder richtiger gesagt des Mundbodens und der Zunge (denn, da die Zunge, wie wir gesehen haben, sich aus bestimmten Teilen des Mundbodens entwickelt, ist ursprünglich keine Trennung dieser beiden Abschnitte vorhanden) zu seiner Bildung verwendet; nach hinten geht es ja auch direkt in den Seitenrand der Zunge über.

Man kann sich die Entstehung dieser Bildung ungefähr folgendermassen vorstellen: Zunächst bilden sich in einem Stadium, in dem die Zunge noch platt dem ganzen Mundboden aufliegt, die beiden tief einschneidenden Furchen aus, die die Seitenränder der ganzen Zungenanlage scharf von den lateralen Gebieten des Mundbodens trennen. Dann beginnt das Verwachsen der Zungenspitzen, das aber wohl nicht genügt, um

die Zunge vorn so frei werden zu lassen, wie es nötig ist; der unpaare vordere Teil der Zunge wird auch noch frei und zwar geschieht das wohl durch eine oral-aboralwärts unter der Zunge parallel mit dem Dorsum linguae nach hinten vorwachsende Einbuchtung, die ein gewisses Stück weit Teile der Zunge vom Mundboden trennt, die früher unter dem festgewachsenen vorderen Abschnitt der Zunge lagen. Natürlich kann man mit demselben Rechte sagen: durch diesen Prozess werden Teile des Mundbodens von der Zunge abgetrennt, denn eine Grenze zwischen dem unter der Zunge liegenden Teil des Mundbodens und der Zunge selbst giebt es zu jener frühen Zeit nicht. Selbstverständlich werden die Furchen, die die Seitenränder der festgewachsenen Zunge vom seitlichen Mundboden trennten, nun den unter der freien Zunge liegenden Mundbodenabschnitt auch lateral von den übrigen Gegenden des Bodens abtrennen. So entsteht unter der Zunge ein seitlich scharf abgegrenzter medianer Bezirk, der nach hinten in den festgewachsenen Teil der Zunge übergeht, an dem die Abgrenzung vom Körper nur unvollkommen und nur seitlich an ihren Rändern durch jene vorher beschriebene Furchen vor sich gegangen ist. Diese Erklärung giebt vollständigen Aufschluss über die Entstehung der merkwürdigen Bildung, bei der natürlich neben dem eben geschilderten Vorgang auch noch Wachstumsvorgänge mitspielen, die man aber kaum Schritt für Schritt wird verfolgen können, ebensowenig, wie die im erwähnten Faltenbildungsprozess.

Beim erwachsenen Tier ist die in Rede stehende Formation nicht in demselben Masse ausgebildet; prinzipiell dieselbe Bildung ist vorhanden, aber sie ist nicht gleich mächtig entwickelt, woraus man vielleicht schliessen kann, dass man es hier mit einem reduzierten Organ zu thun hat. Am besten kann man es beim ausgewachsenen Tier beobachten, wenn man die Zungenspitze mit der Pincette aufhebt und nach vorn und oben

zieht. Dabei werden die Seitenränder der Bildung stark angezogen und zwischen ihnen entsteht dann eine sehr deutliche mediane Rinne, die im Ruhezustand nicht so ausgebildet ist. Meiner Ansicht nach hängt diese Bildung nun mit der Scheidenbildung, die wir an der Zunge verschiedener Saurier finden, zusammen und man kann sie wohl als vorderes Ende einer rudimentären Scheide der Eidechsenzunge bezeichnen.

Bei Anguis fragilis habe ich auch geradezu beobachten können, dass die kontrahierte, d. h. zurückgezogene Zunge auf der Unterseite in diese Bildung des Mundbodens eingeschoben ist. Den Lacertiden fehlt die Zungenscheide nicht vollständig, wie gewöhnlich angegeben wird, sondern sie ist nur rudimentär entwickelt.

Hierher gehören zweifellos auch die sehr interessanten Bildungen z. B., die Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern (84) bei Phrynosoma cornutum beschrieben hat.

An zwei Exemplaren dieser Species aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts, deren Ansicht mir Herr Geheimrat Professor Ehlers freundlichst gestattet hat, konnte ich am geöffneten Maule des Tieres die Verhältnisse der Zunge untersuchen. Zu beiden Seiten der Zunge liegen zwei Wülste, die hinten mit dem Grunde der Zunge zusammenhängen und mit ihr fast den ganzen Boden der Mundhöhle ausfüllen. Nach vorn spitzen sich diese Wülste schmaler werdend zu und verlieren sich im Mundboden neben dem Frenulum linguae. Ganz ähnlich so schildert auch Prinz Ludwig Ferdinand diese Zunge und die von ihm als Nebenzungen bezeichneten Wülste.

„Dieselben sind an der Zungenwurzel mit der mittleren Hauptzunge innig verbunden, trennen sich aber weiter vorn an der Zunge in der Weise, dass drei selbständige Abteilungen entstehen, welche nur in der Tiefe einen Zusammenhang haben." Seine Abbildungen beweisen deutlich, dass diese „Nebenzungen"

nichts weiter sind als jene von mir geschilderten Scheidenteile, die bei diesem Saurier sich weiter nach hinten von der Zunge emanzipiert haben und als scheinbar selbständige Bildungen mächtig hervorragen. Vorn vereinigen sich die Nebenzungen unter dem freien Teil der Zunge zu einem unpaaren medianen Gebilde, das im Querschnitt fast genau dieselbe Gestalt aufweist wie meine Textfigur 47 (cf. Ludwig Ferdinand, Tafel 17, Figur 5). Bei Phrynosoma sind diese Nebenzungen als Teile der Zunge noch dadurch charakterisiert, dass sie in den Gebieten lateral von der eigentlichen Zunge Papillen und Drüsen tragen, genau wie diese selbst[1]). Die Entwickelung der Zunge von Phrynosoma würde, davon bin ich fest überzeugt, zunächst ganz ähnlich dem Gange sein, den die Zunge von Lacerta einschlägt; später würden dann diese Nebenzungen als in gewissem Sinne selbständig gewordene Teile der Zungenanlage genau in derselben Weise sich von dieser abgliedern, wie die so rudimentäre Scheide von Lacerta muralis. Auf die übrigen Scheidenbildungen, die bei Reptilien vorkommen, hier näher einzugehen, ist mir leider wegen Materialmangel versagt.

Bei der Besprechung der Muskulatur, die auch bei Lacerta Beziehungen zu der Scheide hat, wie in natürlich äusserst verstärktem Masse bei Phrynosoma, werden wir auf diese interessante Gebilde noch einmal zurückkommen.

So haben wir die Entstehung der äusseren Form der Eidechsenzunge in ziemlich lückenloser Reihe verfolgen können.

---

[1]) Besonders interessant erschien mir bei der Betrachtung des Bildes des Mundhöhlenbodens dieses Tieres, dass der Wulst, der am hinteren Zungenrande sich lateral aus den beiden „Nebenzungen", median aus der eigentlichen Zunge zusammensetzt, noch weiter aboral zu verfolgen ist, indem sich die lateral von den „Nebenzungen" liegenden Furchen noch ein beträchtliches Stück bis über die Höhe des Aditus laryngis hinaus nach hinten verfolgen lassen. So sieht es aus, als wenn Zunge und Kehlkopf auf einem breiten Wulst des Mundbodens aufsitzen, der nach vorn unter der Zungenspitze aufhört. Dies erinnert ausserordentlich an jene sublinguale Wulstbildung, die wir bei Pelobates z. B. fanden, die auch noch weit aboral von der Zunge zu verfolgen war.

Leider stand mir von übrigen Reptilien nicht genügend Material zur Verfügung, dass ich Vergleiche anstellen könnte.

Nur von Anguis fragilis, die, zur Gruppe der Brevilinguia gehörig, einen etwas anderen Typus der Zunge zeigt, standen mir einige Embryonen zur Verfügung. Eine Rekonstruktion ist in Tafelfigur 28 abgebildet, diese, wie andere Stichproben, die gemacht wurden, zeigen, dass die Entwickelung der Zunge offenbar in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie bei Lacerta.

Das abgebildete Stadium ähnelt so sehr dem von Lacerta beschriebenen, dass ich hier von einer Beschreibung absehen kann. Einige Bemerkungen enthält die Erklärung der Figuren.

Litteratur.

Die Litteratur über die Entwickelung der Eidechsenzunge ist ausserordentlich dürftig. In allerneuster Zeit hat Bayer (99) eine Schilderung dieser Verhältnisse gegeben, aber auch diese sind sehr mangelhaft, wenigstens nach dem im morphologischen Jahrbuch mitgeteilten Auszug seiner ausführlichen Arbeit. Ich will die kurzen Bemerkungen im Originaltext wiedergeben. „Die Grundlage der Zunge bilden ihre von einer Schleimhaut überzogenen Muskeln. Aber zur Zeit, wo sich die Zunge zu bilden beginnt, sind die Elemente ihrer beiden Hauptmuskeln von dem künftigen Dorsum linguae noch ziemlich entfernt." Der erste Teil des Satzes ist in der Fassung durchaus unrichtig, denn die ersten Formverhältnisse des Mundbodens, aus denen sich die Zunge entwickelt, haben mit Muskelanlagen gar nichts zu thun.

„Die erste Spur dieses Dorsum linguae ist in dem Stadium, wo der Zellenstrang van Bemmelens in die Unterkiefergegend schon eingedrungen ist, nur unterhalb der medianen Rinne zwischen den beiden Hälften des ersten Kiemenbogens zu suchen, wo z. B. bei zweitägigen Embryonen (nach der Eiablage) das Epithel stets mächtiger zu sein pflegt. Diese elementare „Zunge"

fand ich einmal nur in sieben Querschnitten einer und derselben Serie. Aber schon etwa nach einem Tage hat das künftige Dorsum linguae die Form eines Längswulstes, am sechsten Tage nach der Eiablage ist dieser Längswulst durch eine mediane Rinne in zwei parallele Wülste geteilt, noch später (etwa am achten Tage) sehen wir auf der Oberfläche der Zunge drei Längswülste und zwei Furchen. Seit dieser Zeit ist die Zunge auch schärfer vom Mundhöhlenboden abgegrenzt. Nur die vordere Spitze der Zunge ist zu dieser Zeit noch immer einfach, ungeteilt und dazu am Mundhöhlenboden fest angewachsen. Erst bei neuntägigen Embryonen fand ich statt der unpaaren Spitze der Zunge zwei kleinwinzige Auswüchse — die künftigen Spitzen der gabelförmig geteilten Eidechsenzunge. Ihr ferneres, ziemlich rasches Wachstum (nach vorn) erklären uns zahlreiche im Gewebe der Spitzen eingebettete Blutgefässe. Unser Bild zeigt deutlich, dass diese beiden Spitzen nicht aus einer paarigen Anlage hervorwachsen (Leydig); die allererste Anlage der Zunge ist freilich paarig, aber das hat mit den künftigen Spitzen derselben gar nichts zu thun." Von dem zuletzt beschriebenen „Stadium ist es schon zur fertigen Zunge nicht weit; es erscheinen auch hinten die beiden lateralen Zipfel und die Zunge hat also ziemlich bald — ich fand es schon am achzehnten Tage — ihre bekannte äussere Form. Ihre Oberfläche ist nicht nur gerunzelt, sondern auch immer im ganzen ausgehöhlt. In ihren hinteren Partien ist die Zunge niedriger als breit, nach vorn hin verhältnismässig etwas höher; das Frenulum linguae wird schmäler und schmäler, bis endlich (an Querschnitten) oberhalb derselben der freie Vorderteil der Zunge gelagert ist. In jüngeren Stadien (z. B. bei neuntägigen Embryonen) reicht das Frenulum linguae knapp bis zu den beiden Vorderspitzen der Zunge."

Obgleich ich zugeben muss, dass mir manches an dieser Darstellung unklar geblieben ist und auch durch die Abbildungen nicht klarer geworden ist, glaube ich nach dem, was ich ver-

standen habe, doch sagen zu können, dass Bayer sehr wesentliche Punkte der Zungententwickelung übersehen und falsch verstanden hat. Ich glaube nicht, dass es nötig ist, auf Einzelheiten seiner Arbeit näher einzugehen, ich darf wohl auf meine Schilderungen, eventuell auf die am Schlusse gegebene Zusammenfassung verweisen. Auch meine Darstellung der Eidechsenzunge, halte ich nicht für widerlegt durch die eigenartigen Angaben des Verfassers. Soweit ich sehen kann, hat Bayer nicht nach Rekonstruktionen gearbeitet, sondern nur nach Schnitten und wohl nach makroskopischen Präparaten des Mundbodens älterer Embryonen. Natürlich können derartige Präparate die Rekonstruktionen teilweise ersetzen, aber bei jüngeren Embryonen ist eben ohne Rekonstruktionen gar nicht auszukommen; nur diese zeigen uns die Entstehung der Zunge in allen ihren Teilen. Aus der Betrachtung der Schnitte allein ist ein völliges Verständnis der Formen bei diesen komplizierten Verhältnissen absolut unmöglich. Zudem halte ich es für unbedingt erforderlich, dass die gesamte Kiemenregion in Betracht zu ziehen ist, denn wenn eine Abgrenzung der Zunge zu erkennen ist, dann ist es viel zu spät sagen zu können, welche Bezirke Material für dies Organ geliefert haben.

Entwickelung und Lage der Knorpelbildungen.

Auf die allererste Anlage der Knorpel ist hier nicht nötig einzugehen. In einem Stadium, das etwas jünger ist als Stadium XI, sind schon Knorpelanlagen deutlich zu erkennen, jedoch im Zusammenhang nicht so scharf abgrenzbar, dass eine gute Rekonstruktion davon gemacht werden könnte. Sehr früh ist in der Mittellinie, also in der Gegend der Copula eine verdickte Zellmasse zu erkennen, die als Anlage des dort später vorhandenen starken Knorpels zu deuten ist; soviel ich sehe, hat diese nur lockeren Zusammenhang mit den in den Schlund-

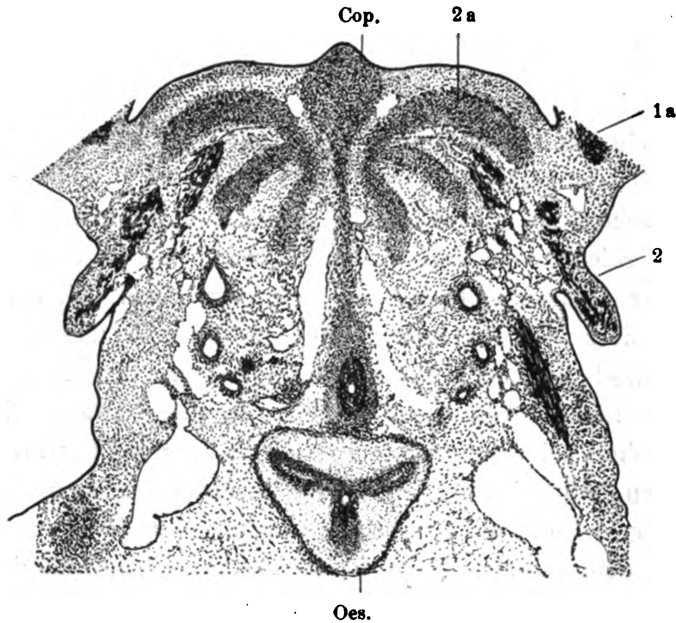
bogen selber auftretenden Zellenhaufen. Nach hinten erstreckt sich diese Copulaanlage bis an das Epithel der medianen Leiste, die im Gebiet der aboralen Schlundbogen, z. B. in Stadium IX, beschrieben und in der dazu gehörigen Abbildung (Tafelfigur 20) deutlich ist. Sie liegt dem Epithel dort so dicht an, dass eine deutliche Grenze bei der Schnittrichtung, die bei diesen Stadien gewählt ist, kaum zu sehen ist.

Recht gut abgrenzbar ist das Chondroblastem der Kiemenknorpel in Stadium XI, wo die wesentlichen Teile des Skelettes schon zu erkennen sind. Ausser der Knorpelanlage im Unterkieferbogen sind in den folgenden drei Bogen ebenfalls derartige Anlagen zu bemerken. Diese vereinigen sich nach der Mittellinie zu mit der vorher schon erwähnten Copulaanlage, die immer noch bis an die vorhin erwähnte Stelle des Mundbodenepithels heran reicht (Textfigur 42). In den fünften Schlundbogen sind keine deutlich erkennbaren Chondroblastemmassen zu sehen, wohl aber in den Arytänoidwülsten (sechsten Schlundbogen) sehr beträchtliche Mengen davon. Diese hängen zweifellos mit dem aboralen Ende der Copulaanlage kontinuierlich zusammen; auf sie soll fernerhin aber keine Rücksicht weiter genommen werden, da dieses Gebiet zu sehr ausserhalb des Bereiches der Arbeit liegt.

Von dem Stadium XI wurde eine Rekonstruktion der Knorpelanlagen der in Betracht kommenden Gegend gemacht (Tafelfigur 23). Immer noch ist keine Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, aber die Abgrenzung des Chondroblastems ist recht scharf und deutlich, sodass die Umrisse gut gezeichnet werden konnten. Im ganzen sind die Formen der Anlagen durchaus ähnlich den früheren Stadien, sodass auf ihre Rekonstruktion wohl verzichtet werden konnte.

Die Tafelfigur 23 zeigt eine verkleinerte Abbildung der Rekonstruktion; fortgelassen sind die lateralen Teile des Skelettapparates, so z. B. seine Beziehungen zum Schädel u. a. m.

Die Meckelschen Knorpel sind als rundliche Stäbe, die vorn nicht zusammenhängen, zu sehen. Die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen haben das gemeinsame, dass sie in



Textfigur 41.

Frontalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII). Zur Veranschaulichung der Lage der Knorpelanlagen. Die obere schwarze Linie ist das durchschnittene Epithel der Oberfläche der Zungenanlage. Der mediane Höcker ist der Querschnitt der medianen Leiste ungefähr im Gebiet der zweiten Bogenpaare. 2 bezeichnet den Zipfel der aussen am Embryo sichtbaren zweiten Bogen. Unter der medianen Leiste liegt der mächtige Körper der Copula (Cop.) der ebenso, wie alle anderen Visceralskelettanlagen aus Chondroblastemgewebe besteht. Von diesem Körper geht ein feiner Strang verdichteten Gewebes, das sich nicht vom Chondroblastemgewebe unterscheidet, zum quer getroffenen Kehlkopfslumen. Zu beiden Seiten der Copula liegen die schräg (nicht genau längs) getroffenen Anlagen der zweiten, dritten und vierten Visceralknorpelpaare. Nur der zweite ist mit 2a bezeichnet. Oes. Querschnitt des Oesophagus, dessen Lumen teilweise verklebt ist. Sonst liegen in dem Gewebe Querschnitte von Arterien, Venen und Muskeln. Der Knorpel des ersten Bogens ist nur angeschnitten (1 a).

Vergrösserung ca. 1 : 70.

ihren medianen Teilen untereinander und mit der gleichzuschildernden Copula zusammenhängen. Der zweite Knorpel läuft zu diesem Vereinigungspunkte in einem, starken dorsalwärts konvexen Bogen, während die übrigen Knorpel nahezu gestreckt

verlaufen. Die vierten Knorpelpaare sind bei weitem die kürzesten und sind auf dem Bilde auch in ganzer Ausdehnung zu sehen, während die andern Paare abgeschnitten sind. Die Lage dieser drei letzten Knorpelpaare ist aus der Textfigur 41 zu ersehen.

Die Copula ist ein voluminöses Gebilde, das aus drei verschieden gestalteten Teilen besteht. Natürlich ist sie histologisch durchaus einheitlich und wird nur für die Beschreibung in diese Abschnitte zerlegt. Ihr hinterer, sehr dicker Teil, der als Körper bezeichnet werden mag, hat einen nahezu rundlichen Querschnitt. Seine Grössenverhältnisse sind in der Textfigur 41 deutlich zu sehen. Nach vorn von dem Körper erstreckt sich ein langer, immer dünner werdender Fortsatz, der in seinem ganzen Verlauf ebenso wie der Körper selbst in der medianen Leiste liegt, die bei der Beschreibung der äusseren Form dieses Stadiums erwähnt wurde. Das orale Ende des Fortsatzes liegt 0,5 mm von der äusseren Spitze des Unterkiefers entfernt. Wir haben es natürlich hier mit der Anlage des Processus entoglossus zu thun.

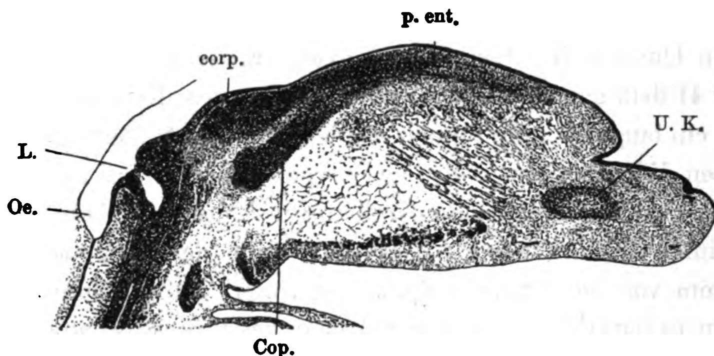
Ausserdem geht von dem Körper ventralwärts eine breite, längliche Platte hinab, die zum Ansatz der vorher genannten Bogenpaare dient. Da wo diese Bogen ansetzen, ist diese Platte nicht von ihnen geschieden; wir haben hier ein durchaus einheitliches Chondroblastemgewebe vor uns, das einzelne Gliederungen nicht erkennen lässt. Ventralwärts von den Bogen geht die Platte in zwei stumpfe Zipfel aus, die Muskeln zum Ansatz dienen.

Schliesslich besitzt die Copula noch einen dorsal von den Bogen gelegenen Fortsatz, der vorher schon beschrieben wurde, der bis an das Epithel der aboralen Kiemenregion reichte und dort mit den in den Arytänoidwülsten gelegenen Knorpelanlagen zusammenhängt (cf. Tafelfigur 23).

Die Textfigur 42 zeigt einen Medianschnitt der Copula von einem durchaus ähnlichen Stadium, an dem der Körper, der

Processus entoglossus, die Platte mit ihrem hier natürlich abgerundeten Ende und der Zusammenhang mit dem Kehlkopfeingang zu sehen ist. An der einen Zeichnung der Rekonstruktion ist das alles nicht so deutlich zu machen, man müsste die Rekonstruktion sonst von verschiedenen Seiten her zeichnen.

Es mag noch darauf hingewiesen werden, wie die Copula mit ihren anhängenden Bogenpaaren im Körper des Embryo



Textfigur 42.

Medianschnitt durch die Kiemengegend (Zungenanlage) von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII a) zur Veranschaulichung des Verhältnisses der medianen Partien der Copula des Visceralskelettes. Die Zunge ist vorn schon recht deutlich durch eine Falte abgegrenzt. Am Rücken der Zunge liegt der als verdichtetes Bindegewebe kenntliche Processus entoglossus (P. ent.), dicht unter dem Epithel. Er geht zum Kehlkopf zu in den hinteren Wulst des Körpers (corp.) der Copula über, von dem am Larynx entlang das verdichtete Bindegewebe weiter zieht. Als direkte Fortsetzung des Processus entoglossus nach unten hinten erscheint die Platte der Copula (cop.), an die die drei Knorpelpaare (2—4) ansetzen, die hier natürlich nicht im Schnitt getroffen sind. Vorn unter der Spitze der Zunge liegt der angeschnittene Unterkieferknorpel, von dem Fasern des Musculus genioglossus in die Zunge einstrahlen. Die an der unteren Peripherie des Schnittes liegenden quergetroffenen Bündel gehören dem Musculus mylohyoideus an. Der Aditus laryngis ist mit L. bezeichnet; ein Lumen ist nicht vollständig getroffen. Die dorsale Wand des Ösophagus (Oe.) ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dieser liegt die verklebte Stelle dieses Organes.

orientiert ist. Betrachtet man die Rekonstruktion von der Seite her und stellt man die Knorpel des Unterkiefers horizontal, dann bildet der Processus entoglossus mit der Horizontalen einen oral offenen spitzen Winkel; das Ende des Processus liegt dabei etwas dorsal über der horizontalen Ebene; die Platte der Copula steht nahezu im rechten Winkel zu dem Verlauf des Processus entoglossus und ganz ähnlich so verlaufen auch die sich an die

Platte anlegenden Bogenpaare. Auch im Knorpelskelett ist also der beinahe rechtwinklige Knick zu bemerken, der vorhin bei der Besprechung der Entwickelung der äusseren Form der Zunge erwähnt wurde. Nachher ändert sich bekanntlich dieses Verhältnis, indem diese Gegend gestreckt wird, und an späteren Stadien sehen wir, wie ich im voraus bemerken will, die Bogenpaare mit dem Processus entoglossus und den Unterkieferknorpeln annähernd in einer Ebene liegen.

Die Änderungen, die das Schlundbogenskelett weiterhin durchzumachen hat, sind im grossen und ganzen recht geringförmig.

Im Stadium XIII ist schon Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, die nun natürlich die Abgrenzung der Bildungen sehr erleichtert. Von diesem Stadium und von St. XIV wurde eine Rekonstruktion angefertigt; die letztere ist in der Tafelfigur 26 abgebildet.

Die Lage der Teile zu einander wurde soeben besprochen. Die Unterkiefer bilden mächtige Knorpelspangen, nach aussen und dorsalwärts etwas ausgeschweift. Die drei folgenden Bogenpaare haben ähnliche Form, wie sie das vorige Modell zeigte; in allen ist Knorpelsubstanz aufgetreten. Die zweiten Schlundbogenknorpel begeben sich in ähnlichem Bogen zur Copula, wie vorher. Ihr laterales Ende legt sich dorsal über das laterale Ende der dritten Knorpel. Die vierten Knorpel sind etwas länger als vorhin, laufen einander fast parallel, während die zweiten und dritten Paare lateralwärts stark divergieren. Die Copula lässt auch wieder einen Körper erkennen, der aber verhältnismässig nicht mehr so voluminös ist. Die vorher noch deutliche Platte ist verschwunden, oder ragt wenigstens nicht mehr über den Ansatz der Kiemenknorpel hinaus; an der Stelle, wo diese Knorpel ansetzen, ist nur noch eine Verbreiterung des Körpers der Copula zu erkennen.

Der Processus entoglossus ist länger geworden und ebenfalls hyalinknorplig. Seine Substanz hängt ohne Grenze kontinuierlich mit der Copula zusammen; ebenso verhalten sich die zweiten und vierten Bogen, während der dritte schon eine bindegewebige Grenzlage an seinem medialen Ende gegen die Copula zeigt. Es mag hier sogleich erwähnt werden, dass in dem ältesten untersuchten Stadium auch der zweite Bogen an jener Stelle die bindegewebige Grenzschicht zeigt, während der vierte kontinuierlich mit dem hinteren Ende der Copula zusammenhängt; damit sind dann Verhältnisse erreicht, die dauernd bestehen bleiben.

Forschen wir nun nach der mehrfach erwähnten Verbindung der Copula mit dem Knorpelgewebe des Kehlkopfeinganges, so ist solche vorhanden, aber nur noch gering. Von dem eben Grundsubstanz zeigenden Knorpel des Larynx zieht ein bindegewebiger, dünner Strang in der Mittellinie nach vorn, setzt sich aber nicht an dem hinteren Teil des Körpers der Copula an, sondern an der Grenze des hinteren und mittleren Drittels des Processus entoglossus. Daraus darf man wohl mit Recht schliessen, dass beim starken Vorwachsen der Zunge Teile des Körpers der Copula gleichsam nach vorn gezogen und so noch mit zum Processus entoglossus verwendet worden sind.

Der einander parallele Verlauf der vierten Bogen ist dadurch bedingt, dass diese lange Strecken hindurch an der Trachea entlang ziehen. Die kranialen Enden der Knorpelspangen wurden auch hier nicht weiter untersucht.

Damit sind im wesentlichen die Formen des Zungenbeinapparates des erwachsenen Tieres erreicht, wenn wir absehen von den plattenartigen Verbreiterungen, die sich am vorderen Ende der zweiten Bogen bilden und von der Verknöcherung, deren erstes Auftreten nicht beobachtet werden konnte. Es bestätigt sich also das anfangs gesagte, dass grosse Umgestaltungen des Hyobranchialapparates bei der Eidechse nicht zu bemerken sind und dass sie sich dadurch sehr wesentlich von den Amphibien

unterscheidet. Eine einfach gehaltene Abbildung von dem Apparat des erwachsenen Tieres findet sich in der Textfig. 52d.

Schliesslich sei auch hier schon auf die Lage des Processus entoglossus während der Entwickelung aufmerksam gemacht. Wir sahen, und die Textfigur 42 zeigt das auch deutlich, diesen Fortsatz zuerst dicht unter der Oberfläche der Zunge liegen, in einer äusserlich sogar sichtbaren Leiste, denn die mediane Leiste der Zungenanlage enthält ungefähr von Stadium X an diesen Fortsatz; wenn diese Leiste verschwindet, verändert auch der Fortsatz seine Lage. Bei Durchschnitten durch die Zunge älterer Embryonen sehen wir, dass er im hinteren Teil auch dann noch nahe der Oberfläche liegt, dass er aber im vorderen Teil immer mehr ventralwärts hinabgeht und schliesslich nahe an die Unterseite der Zunge kommt. Dies hängt mit den zum Teil schon angedeuteten Wachstumsverhältnissen der Zunge zusammen, auf die aber erst des näheren eingegangen werden kann, wenn wir auch die Muskulatur der Zunge kennen gelernt haben. Das vordere Ende des Processus entoglossus liegt, so weit ich mich überzeugen konnte, bei älteren Embryonen sowohl wie beim erwachsenen Tiere nur in dem angewachsenen Teil der Zunge, eine Angabe, die auch Oppel (1900) durchaus bestätigt fand.

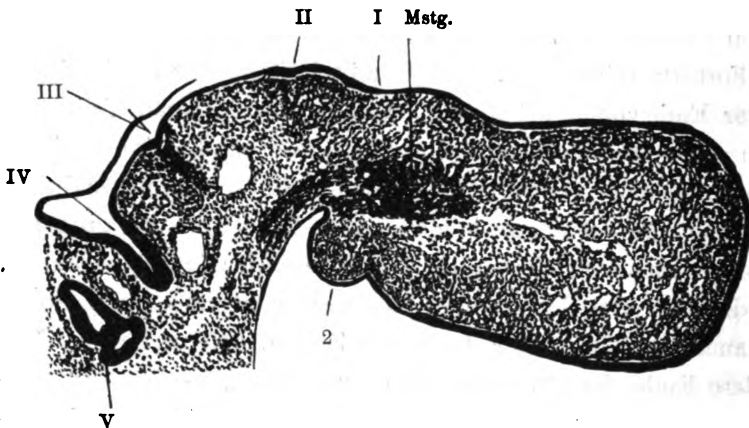
Ausbildung der Zungenmuskulatur.

Litteratur.

Über die Anlage und Ausbildung der Zungenmuskulatur der Eidechse liegen eine Reihe von vortrefflichen Untersuchungen vor (Hoffmann (86, 88), van Benneden (89), Mollier (95), Corning (99)). Die Entstehung des Zungenmuskelstranges, der zunächst einheitlichen Masse, aus der sich sämtliche Zungenmuskeln differenzieren, ist jüngst noch von Corning so eingehend beschrieben, dass ich es unterlasse, hier noch einmal

auf diese Verhältnisse von neuem einzugehen, zumal es meiner augenblicklichen Arbeit fern liegt, diese ersten Anlagen genauer zu behandeln.

Nach diesem Autor bildet sich die gesamte Hypoglossusmuskulatur aus den ventralen Fortsätzen der zweiten bis fünften Myotome. An diese zur Zungengegend hinziehenden Anlagen, die zu beiden Seiten der Medianlinie durch einen dünnen Streifen



Textfigur 43.

Sagittalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI a). Der Unterkieferbogen sieht nach rechts in der Abbildung, hinter ihm liegt an der unteren Seite der zweite Schlundbogen (2). Die übrigen Bogen sind teilweise angeschnitten, ebenso wie die betreffen Taschen (I, II, III, IV, V). Oberhalb des zweiten Bogens liegt im embryonalen Bindegewebe ein dichter Zellhaufen, der von hinten her in den Unterkieferbogen einstrahlt und dort verdickt endet. Dies ist der mit Mstg. bezeichnete van Bemmelensche Zungenmuskelstrang. Die an der dorsalen Oberfläche der Zunge, rechts von dem Verweisungsstrich des Muskelstranges liegende rundliche Erhabenheit ist ein Teil des lateralen Abschnittes des Tuberculum impar. Die dorsale Wand der Rachenhöhle ist nur teilweise durch einen einfachen schwarzen Strich angegeben.

Vergrösserung ca. 1:100.

von Bindegewebe von einander getrennt liegen, geht der Nervus hypoglossus heran, der ventral und lateral von ihnen liegt (cf. Textfigur 48).

Wir haben uns nun weiterhin mit den Schicksalen dieser in der Zungengegend ursprünglich einheitlichen Muskelanlage zu beschäftigen.

Die Lage der Zellmasse wird durch Textfigur 43 veranschaulicht.

Sie zieht nur in den hinteren Teil der hier in Betracht kommenden Visceralbogengegend hinein, und hat die Richtung nach der Mundhöhle zu, nicht wie man erwarten sollte, nach dem vorderen, oralen Rande des ersten Bogens hin. Diese Anlage besteht aus einem ziemlich kompakten Gewebe, das gut gegen die Nachbarschaft abgegrenzt ist. Am leichtesten ist das Verhalten der Zellenmasse an Sagittalschnitten zu übersehen, die mir allerdings nicht von jedem Stadium zur Verfügung standen.

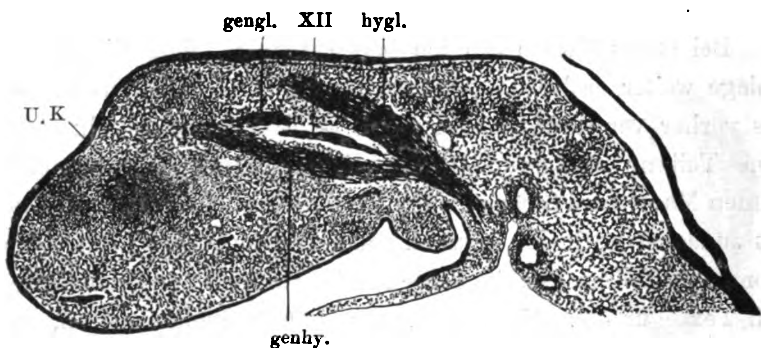
Bei etwas älteren Stadien bemerkt man, dass die Muskelanlage weiter oralwärts vorgewachsen ist und schon etwas mehr als vorher ventralwärts sich neigt. Am dorsalen Abschnitt hat eine Teilung stattgefunden, sodass aus einer aboral gemeinsamen Masse zwei Stränge nach vorn ziehen; der dorsal liegende ist zunächst noch der kürzere. Beide Stränge sind noch immer kompakte Zellmassen, die keine Auffaserung an den Enden zeigen (cf. Textfigur 43). Nach dem, was spätere Stadien zeigen, wird aus dem dorsalen Teil der Anlage der Musc. hyoglossus, während der ventrale Abschnitt, das Material für die Musc. geniohyoideus[1]) resp. cervicohyoideus und genioglossus enthält. Der Nervus hypoglossus findet sich nun zwischen diesen beiden Abteilungen, die eben geschildert worden sind, er ist also gegen früher nicht unwesentlich verschoben und von den Muskelanlagen förmlich umwachsen.

Wie die Textfigur 44 zeigt, hat kein Teil der Muskelanlagen irgend welche Beziehungen zum Knorpel des Unterkiefers, der in seiner Anlage deutlich zu erkennen ist; sie liegen noch immer dorsal von diesem Skelettstück. Während der weiteren Ausbildung der Muskeln wächst nun der als Hyoglossus bezeichnete Teil der Anlage mehr nach dem Dorsum linguae

---

1) **Der Geniohyoideus ist nur der orale Teil dieser Muskelsprosse. Das Zungenbein trennt sie später in den Geniohyoideus und Cervicohyoideus.**

hin, wo er als ziemlich kompakter Zellstrang nahe der Oberfläche der Zunge zu sehen ist. Der ventrale Abschnitt der Muskelanlage wächst dagegen ventralwärts hin und kommt so schliesslich in die Nähe der Anlage des Meckelschen Knorpels. Wie zu erwarten, setzt er sich aber nicht etwa an diesem Gebilde an, sondern endet in einiger Entfernung von ihm im Bindegewebe, das später die Knochenlamelle des Unterkiefers zu bilden bestimmt ist.



Textfigur 44.

Sagittalschnitt durch den Mundboden eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIb) zur Demonstration der weiteren Entwickelungsvorgänge bei der Differenzierung der Zungenmuskelanlagen. Die seitlichen Zungenwülste sind vom Unterkieferbogen, in dem der Knorpelstab (U. K.) schon differenziert ist, durch eine Furche abgetrennt, die gerade dort sich befindet, wo in der Figur U. K. steht. Im hinteren Teil der Zungenanlage sind ebenfalls die Knorpelanlagen der Bogen 2 bis 4 zu erkennen. Die Muskelanlagen, die schon eine deutliche Streifung der Zellmassen zeigen, sind bezeichnet. Der Geniohyoideus (genhy.) und der Hyoglossus (hygl.) strahlen aus einer hinten (hier rechts) noch gemeinsamen Masse nach vorn. Zwischen beiden ist der Nervus hypoglossus (XII) längsgetroffen. Man beachte die Lage des Musculus geniohyoideus zum Unterkieferknorpel Am vorderen dorsalen Rande des Geniohyoideus ist die Anlage des von ihm abgespaltenen Musculus genioglossus mit gengl. bezeichnet. Am hinteren Abhang des Mundbodens ist die dorsale Wand des Ösophagus mit einer einfachen schwarzen Linie (Epithel) angegeben. Am rechten Rande des Bildes ist ein Stück der Epithelverklebung des Ösophagus gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1 : 80.

Zwischen den beiden Abschnitten der Muskelmassen liegt, wie erwähnt, der Nervus hypoglossus und embryonales Bindegewebe. Jedoch am oralen Ende der Geniohyoideusanlage befindet sich dorsal ein zunächst nur geringer Haufen von Zellen, die zweifellos auch Muskelbildungszellen sind. Sie bilden einen länglichen kurzen Strang von dichtgedrängten Zellen, deren Richtung, soweit solche überhaupt deutlich zu erkennen ist,

nicht dem Verlauf des Geniohyoideus parallel ist; vielmehr ziehen sie etwas schräg von dem oralen Ende dieser Muskelanlage nach hinten dorsalwärts hin.

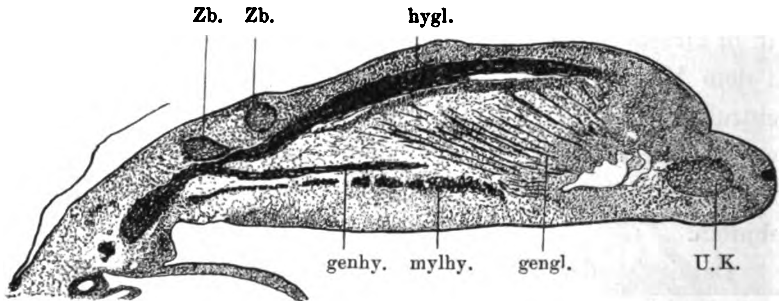
Soweit das natürlich nicht lückenlose Material erkennen lässt, haben wir es hier mit einem Spross der Muskelanlage des Geniohyoideus zu thun, der, wie mit Sicherheit anzunehmen ist, vom oralen Ende des Geniohyoideusstranges aboral und dorsalwärts in die Zungenanlage hineinwächst; natürlich müssen wir in diesem Spross die Anlage des Musculus genioglossus sehen. In dem Maasse, wie der Musculus geniohyoideus sich weiterhin ventralwärts im Laufe der Entwickelung senkt, wird der Raum zwischen dem Hyoglossus und dem Geniohyoideus grösser, und so für den sich nun bald ausbreitenden Genioglossus Platz geschaffen.

Damit ist das Wesentliche der Anlage der Zungenmuskulatur geschildert worden. Bei der weiteren Ausbildung bekommt der Geniohyoideus, der hier eigentlich nicht weiter hinzu gehört, aber doch wegen seiner Abstammung von der gemeinsamen Anlage erwähnt zu werden verdient, bald sein definitives Aussehen, indem er sich an den knöchernen Unterkiefer ansetzt.

Der Musculus hyoglossus zerfällt, indem er in seinem Verlaufe zum Zungenbein Beziehung gewinnt, in zwei Teile: den Cervicohyoideus und den Hyoglossus. Dieser zieht dicht unter dem Dorsum linguae zur Spitze der Zunge nach vorn. Er ist sehr bald von einer Lage dicht gedrängter Zellen umgeben, die eine Art Scheide für den Muskel bilden. Der Genioglossus ist — verschieden von den eben geschilderten Muskeln — kein zusammenhängender Strang, sondern besteht aus einzelnen fächerförmig sich ausbreitenden Fasern, die zum Teil an der erwähnten Scheide des Hyoglossus ansetzen. (Alle diese Verhältnisse sind in der Textfigur 45 zu sehen.) An dem Os entoglossum setzen seine Fasern nicht an. Wie Querschnitte von älteren Stadien lehren (XIV—XV) gehen keine Fasern von der rechten in die

linke Seite der Zunge oder umgekehrt, es bleibt also vorläufig immer noch ein medianer schmaler Bezirk in der Zunge, der nur aus Bindegewebe besteht (Septum)[1]).

Bei alten Embryonen und bei erwachsenen Tieren, bei denen in den Muskeln deutliche quergestreifte Muskelfasern zu sehen sind, ist keine scharfe Trennung zwischen den Fasern des Musc. geniohyoideus und des genioglossus zu machen, sie liegen zum Teil



Textfigur 45.

Sagittalschnitt durch die Zungenanlage und den Unterkiefer eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIII a). Weitere Entwickelung der Zungenmuskulatur. Der Musculus hyoglossus liegt jetzt ganz am Dorsum linguae während seines ganzen Verlaufes. Er enthält deutliche Fasern (hygl.). Hinten hängt er mit dem Ursprung des Geniohyoideus genhy. zusammen, wie in früheren Stadien; dieser ist nicht in seiner ganzen Länge getroffen. An der ventralen Seite des Hyoglossus liegen dicht gehäufte Zellen als länglicher Strang, in die die Fasern des Genioglossus (gengl.) hineinstrahlen. Dieser Zungenmuskel zeigt jetzt seinen typischen fächerförmigen Faserverlauf. Die Fasern entspringen aus dem um den Unterkiefer (U. K.) herum liegenden Gewebe. An dem Meckelschen Knorpel liegen ziemlich grosse Räume, die zum Teil mit Blutkörperchen (fortgelassen in der Zeichnung) gefüllt sind; es handelt sich hier wohl zweifellos um künstlich erweiterte Gefässe. Zb. Zungenbeinbogen. mylhy. Musculus mylohyoideus. Hinten ist wieder die dorsale Epithelbekleidung der Rachenwand mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben.

Vergrösserung ca. 1:70.

ganz dicht neben einander, und nur der Ort ihrer Endigung (Zunge oder Kiefer resp. Zungenbein) entscheidet, zu welchem

[1]) Gewöhnlich wird als charakteristischer Unterschied zwischen der Säugetier- und der Reptilienzunge angegeben, dass letztere kein Septum, an dem sich Muskelfasern ansetzen, besitzt. Das ist auch richtig, so weit es sich auf die ausgebildeten Tiere bezieht. Bei Lacertaembryonen besteht aber in der Mitte der Zunge ein längsverlaufendes Gebiet, das frei von Muskelfasern ist, aus Bindegewebe besteht und in seinem dorsalen Teile den Processus entoglossus besitzt. Später verschwindet diese Scheidewand, da die Muskelfasern der einen Seite in die andere ausstrahlen.

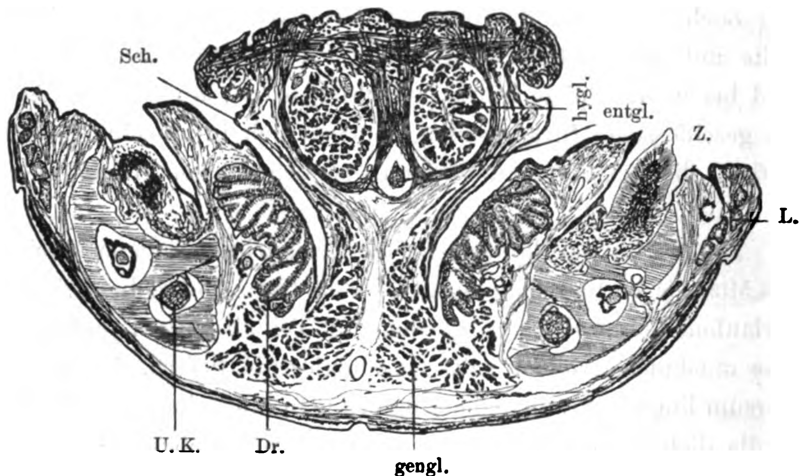
Muskel die Fasern gehören. Das ist aber kein eigentlich primärer Zustand, denn bei der verhältnissmässig kurzen Zunge der Embryonen haben die ventralen Fasern des Muskels noch nicht den gestreckten Verlauf wie bei der so sehr in die Länge gewachsenen Zunge des ausgebildeten oder erwachsenen Tieres.

Über die weitere Entwickelung des Musculus hyoglossus ist nur noch zu sagen, dass das vordere Ende des Muskels jeder Seite mit der Ausbildung der Zunge weiter nach vorn wächst und bis in die Spitze hinein zu verfolgen ist, wo er aber nicht als geschlossener Strang endet, sondern sich in einzelne Fasern auflöst, die sich mit den übrigen dort befindlichen Muskeln verfilzen.

Die in früheren Embryonalstadien schon beschriebene Scheide des Muskels enthält beim ausgebildeten Tiere zahlreiche cirkulär verlaufende Muskelfasern, die sich zum Teil abzweigen und noch eine muskulöse Hülle für das Os entoglossum liefern. Nach dem Dorsum linguae strahlen die ringförmigen Muskelfasern teilweise in die dichte Schicht aus, die unter der Schleimhaut liegt, und sind in die Fasern des Musculus transversus linguae und longitudinalis superior eingewebt.

Die Herkunft dieser speziellen Muskeln der Zunge ist schwierig zu untersuchen. Ich glaube aber trotz des lückenhaften Materials gerade der älteren Stadien sagen zu können, dass die cirkulären und queren Muskelzüge, die eben aufgezählt worden sind, von dort hin ausstrahlenden Zügen der Musculi genioglossi abstammen. Von dem Übergang der Fasern des Genioglossus in die Scheide des Hyoglossus war vorher schon die Rede. Man sieht an den dort befindlichen Enden der Muskelfasern deutlich den Übergang in embryonales Muskelgewebe, das eben nur aus rundlichen, dicht gelagerten Zellen, mitunter Zellreihen besteht. Beim ausgebildeten Tier ist der Zusammenhang der Musc. genioglossi mit den genannten Binnenmuskeln der Zunge nicht mehr so eng wie bei älteren Embryonen

und man kann wohl sagen, dass beim ersten Blick auf Querschnittspräparaten einerseits die Binnenmuskel, andererseits die Genioglossi von einander wohl gesondert sind; jedoch bei genauerem Durchmustern der Präparate sieht man an vielen Stellen Zusammenhänge wenigstens durch einzelne Fasern, die



Textfigur 46.

Querschnitt durch den vorderen Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge von einer erwachsenen Lacerta muralis. Auf der Zungenoberfläche sind niedere, breite Papillen, zwischen denen hier die Krypten recht flach sind; unter dem Seitenrand der Zunge ist eine tiefe Falte jederseits, die nach unten von ihr einen Zipfel der Seitenfläche der Zunge hervortreten lässt, der leicht als hinterer Teil der mehrfach erwähnten rudimentären Scheide (Sch.) wieder zu erkennen ist. (cf. auch Textfigur 47, 50 und 51.) In der Zunge liegen die beiden Musculi hyoglossi (hygl.) (quer getroffen), und sind von der muskulösen Scheide umgeben. Diese Scheide, die keine vollständig cirkulär verlaufenden Fasern enthält, wird oben vervollständigt von dem Musculus transversalis linguae. Unter dem Epithel liegen einige quergetroffene Bündel des Musculus longitudinalis, linguae zwischen den Scheiden der Hyoglossi liegt ventral der Processus entoglossus (ent.), der ebenfalls von Muskelfasern umringt wird. Von unten her strahlen in die Zungenscheide und die Zunge selbst Fasern des Musculus genioglossus ein, der am Mundboden nicht von dem Musculus geniohyoideus zu trennen ist. Ein Septum linguae besteht nicht, wohl aber ein Septum des Mundbodens. Neben der Zunge liegen die Sublingualdrüsen (Dr.), deren Zellen, ebenso wie die der Labialdrüsen (L,) angedeutet sind. Rechts im Kiefer sitzt ein Zahn. Der Knochen des Kiefers ist schraffiert.

Vergrösserung 1 : 25.

sich natürlich leicht aus den Vorgängen bei der Entwickelung erklären lassen.

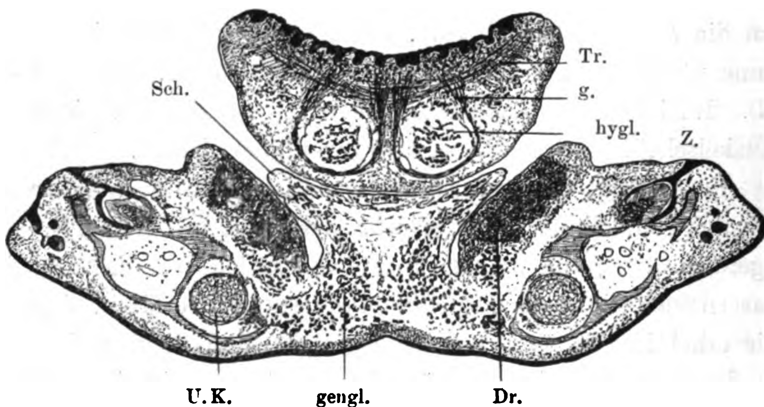
Der Musculus longitudinalis linguae scheint jedoch vom dorsalen Rande der Anlage des Hyoglossus geliefert zu werden, denn an jener Seite des Muskels ist während der Entwickelung

niemals die Grenze so scharf wie an seiner ventralen Seite; man findet mehrfach sich abspaltende Teile dorsal in das Bindegewebe übergehen, wodurch eben die Grenze an jener Stelle undeutlich erscheint. Auch beim ausgebildeten Tiere liegen wenigstens in dem bei weitem grössten, vorderen Teil der Zunge die Fasern des Musculus longitudinalis ziemlich dicht dem Hyoglossus auf, denn die erwähnte Scheide der Hyoglossi geht dort nicht cirkulär um die Muskelstränge herum, sondern sie stellt nur eine Hohlrinne für diese dar, die dorsalwärts offen ist (cf. Textfigur 46, 47). Im hintersten Abschnitt der Zunge besteht allerdings die Muskelscheide aus geschlossenen, cirkulären Fasern.

Es erübrigt noch zu sagen, was sich teilweise aus der gegebenen Darstellung schon ergiebt, dass jetzt in der Zunge kein eigentliches Septum linguae mehr vorhanden ist, da sich die Fasern vielfach in der Mittellinie kreuzen und verfilzen. Irgendwie erhebliche Massen von Bindegewebe sind nicht mehr vorhanden mit Ausnahme natürlich von der unmittelbaren Umgebung des Os entoglossum, das in der Medianlinie gelegen ist.

Schliesslich wäre noch der Beziehungen zu gedenken, die die Muskulatur zu der oben ausführlich geschilderten Scheidenbildung der Zunge von Lacerta muralis hat, die sich zum grössten Teil unter der Zunge befindet. Einen Querschnitt durch diese Gegend der Zunge, wo die Scheide (Sch) vorzüglich entwickelt ist, zeigt die Textfigur 47. Dort ist ersichtlich, dass Fasern des Musculus genioglossus in den freien Rand der Scheide ausstrahlen, die zum grossen Teil in diesem Rande zur Zungenunterfläche weiterlaufen und dann auch in die Zunge selbst ausstrahlen. Sehr charakteristisch ist auch das Verhalten dieses Muskels in dem hinteren, festgewachsenen Teil der Zunge, durch den der Querschnitt der Textfigur 51 gelegt ist. Hier begeben sich die Fasern des Genioglossus auch zu dem Rand der Scheide, der hier allerdings von der Unterfläche der Zunge nicht getrennt ist, aber doch durch eine deutliche Falte (F) von ihr

abgegrenzt wird, und von diesem Rande der Scheide strahlen die Fasern dann erst in die Zunge ein. Natürlich machen nicht etwa **alle** Fasern dieses Muskels diesen Umweg, um zur Zunge zu gelangen: Sagittalschnitte beweisen ja, dass fortwährend Fasern von dem Muskel in seiner ganzen Breite in die Zunge abgegeben werden. Die Abbildungen des Prinzen **Ludwig Ferdinand**



Textfigur 47.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge und des Unterkiefers von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV) zur Demonstration der „Scheide" der Zunge. Man sieht oben den Querschnitt der rinnenförmig am Dorsum ausgehöhlten Zunge mit den Drüsen- (Papillen)-Anlagen. In der Zunge ist der Musculus hyoglossus (hygl.) auf jeder Seite quer getroffen. Ihn umgiebt die im Text erwähnte muskulöse Scheide, deren Fasern in das Dorsum linguae ausstrahlen (g.). Die Scheide bildet hier eine recht deutliche oben offene Rinne, die dort von den Fasern des Musculus transversalis linguae (Tr.) bedeckt wird. Querschnitte des Longitudinalis linguae liegen unter der dorsalen Schleimhaut. Unter der Zunge befindet sich die Scheide, (Sch.), die vom Mundboden schmal entspringt, nach oben breiter wird, und dicht unter der Zunge abgeplattet mit zwei seitlichen Zipfeln aufhört. Ihr oberer Rand folgt der Kontur der Zungenunterfläche. In diese Scheide, die in der Mitte eine dreieckige muskelfreie Bindegewebsmasse enthält, strahlen seitlich bis zum Rand Fasern des Geniohyoideus (genhy.) ein. Auch an der oberen Fläche der Scheide liegen einige quer getroffene Fasern desselben Muskels. Neben der Scheide liegen am Mundboden die massigen Sublingualdrüsen (Dr.), ausserdem der Unterkieferknorpel (U. K.) mit den Knochenplatten; oben liegen die Zahnleisten mit Zahnanlagen (Z.).

Vergrösserung ca. 1 : 70.

von Bayern von der Zunge von Phrynosoma cornutum, das, wie erwähnt, jenes Organ riesig ausgebildet enthält, beweisen, dass dort ebenfalls der entsprechend mächtig ausgebildete Genioglossus reichlich diese „Nebenzungen" (Prinz L. F. v. B.) versorgt. Nur im hintersten Teil scheinen auch Fasern des Hyoglossus in diese Scheide zu gelangen.

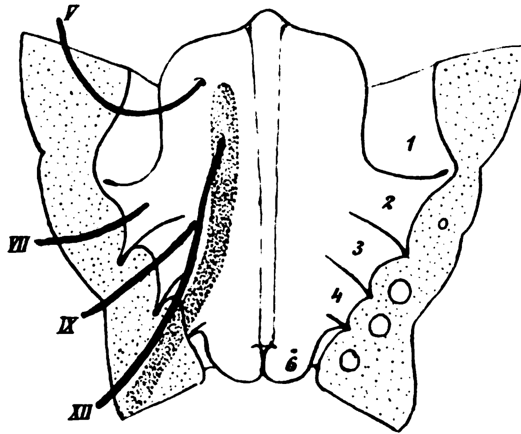
Die Verhältnisse der Muskulatur der Zunge des erwachsenen Tieres sind ausführlich unter andern von Prinz Ludwig Ferdinand untersucht worden. Allerdings hat er speziell L. viridis und ocellata geschildert, die jedoch nur ganz geringfügig von L. muralis differieren.

Die spätere Entwickelung der Zungenmuskulatur hat Mollier (95) an L. muralis untersucht; seinen Ausführungen schliesst sich Corning an. Im wesentlichen habe auch ich diese Angaben bestätigen können, nur in Bezug auf die Darstellung der Entwickelung des Musculus genioglossus habe ich etwas präzisere und ausführlichere Schilderungen geben können. Mollier sagt nur ganz kurz: der zwischen dem Hyoglossus und Geniohyoideus „gelegene Teil des primären Muskelstranges ordnet seine Fasern konvergent gegen das vordere Ende der Unterkieferanlage, wo er bald darauf dauernden Ansatz gewinnt und so zum M. genioglossus wird". Ich habe Gewicht darauf gelegt, dass der Genioglossus als Teil des Geniohyoideus aufzufassen ist, der in den freien Raum zwischen diesem Muskel und dem Hyoglossus mit seinen Fasern divergierend hineinwächst. Die geringe Differenz zwischen Molliers Darstellung und der oben gegebenen ist wesentlich in der Auffassung der Thatsachen begründet, zu der ich vor allem durch die Erfahrungen bei Amphibien gelangt bin. Über die Entwickelung der Binnenmuskulatur der Zunge macht Mollier keine Angaben.

Entwickelung der Nerven der Zunge.

Die Entwickelung der Nerven der Zunge und ihrer Umgebung ist bei Lacerta mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen. Ich kann hier nur noch einmal an die wichtigen Arbeiten erinnern, die bei der Schilderung der Muskulatur schon erwähnt wurden. Wir dürfen auf diese Arbeiten um so eher verweisen, als es hier ja nicht meine Aufgabe sein

kann, auf die ersten Anlagen der Nerven zurückzugehen, denn diese greifen zu weit in andere Fragen über, die hier gar nicht zur Erörterung kommen können. Die Darstellung mag mit einem Stadium beginnen, dessen schematische Abbildung in Textfigur 48 gegeben ist (Stadium XI.). In die Umrisse der Kiemenbogengegend sind die in Betracht kommenden Nerven hineingezeichnet worden; der punktierte Strang



Textfigur 48.

Schematische Zeichnung des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI) cf. Tafelfigur 21. Dargestellt ist in Umrisslinien die Zungenanlage mit den in Frage kommenden Visceralbogen (1, 2, 3, 4, 6). Die Schnittflächen sind punktiert; rechts sind darin die Kiemenarterien angedeutet. In die linke Hälfte der Zeichnung sind die Nerven schematisch ohne ihre Äste eingezeichnet, wie sie durch zeichnerische Rekonstruktion bei diesem Embryo gefunden wurden: Trigeminus (III Art) V, Facialis VII, Glossopharyngeus IX, Hypoglossus XII. Neben dem Hypoglossus ist der Zungenmuskelstrang (eng punktiert) eingezeichnet. Der Nerv (XII) liegt an der lateralen Seite dieses Stranges.

Vergrösserung ca. 1 : 50.

stellt die Anlage der Zungenmuskulatur dar. Hier liegen, wie leicht zu bemerken ist, durchaus nicht mehr ganz primäre Verhältnisse vor, denn der N. hypoglossus hat schon die Wanderung in ein Gebiet angetreten, wohin er seiner Anlage nach nicht gehört, aber dennoch eignet sich das Stadium wohl zum Ausgang unserer kurzen Betrachtungen. Die ersten drei Visceralbogen enthalten die Nerven, die ihnen nach allgemein gültigen Regeln zukommen. In den ersten Bogen hinein wächst

der bezeichnete Zweig vom Trigeminus; im zweiten liegt der Facialis, der vorläufig nicht mehr erwähnt zu werden braucht, da er für die Zunge keine direkte Bedeutung hat.

Im dritten Bogen ist der Verlauf des Glossopharyngeus angegeben, während die Zweige des Vagus, weil sie die Übersicht nur erschweren würden und hier doch keine Wichtigkeit für unsere Gegend haben, fortgelassen sind. Dafür ist der schon erwähnte N. hypoglossus angemerkt mit der ihm zugehörigen Muskelanlage. Der Nerv liegt in diesem Stadium sicher lateralwärts von der Muskelanlage. Corning macht eine Angabe, dass in späteren Stadien [1]) der Nervus hypoglossus „dem Muskelstrang medianwärts anliegt", fügt aber hinzu: „übrigens ist auch hier zu sehen, dass der Nerv von der Muskelanlage allmählich umwachsen wird." Auf diese Umwachsung wurde früher schon hingewiesen, sie ist auch der Grund, warum eine genaue Bezeichnung der Lage des Nerven zur Muskelanlage später nicht mehr gegeben werden kann.

Der dritte Ast des Nervus Trigeminus, soweit er hier in Betracht kommt, teilt sich in zwei Hauptäste, die auch bald bei den Embryonen zu finden sind: der eine bleibt als Nervus alveolaris inferior am Knochen, der andere tritt als Nervus lingualis zur Zungengegend. An ihn legt sich später die vom Facialis kommende Chorda tympani. Der uns nicht weiter interessierende Musculus mylohyoideus bekommt auch einen Ast vom Alveolaris inferior.

Der Facialis beteiligt sich nur mit der Chorda tympani an der Versorgung der in Betracht kommenden Gegend, über seinen Stamm folgen deswegen keine Angaben mehr. Der Nervus glossopharyngeus, der im dritten Bogen liegt, nimmt in

[1]) Genauere Angaben macht Corning über das Stadium nicht, da er überhaupt nur gelegentlich auf die weitere Umbildung der von ihm untersuchten Muskelanlagen zu sprechen kommt; er spricht hier nur von einem „recht späten Stadium" (cf. S. 88 l. c.).

der weiteren Entwickelung die Verbindungszweige vom Facialis auf und legt sich ganz dicht an den Nervus hypoglossus an, mit dem er bei manchen Reptilienformen sogar verschmilzt (Fischer 53). Er entsendet stark sich verästelnde Zweige in die Zunge, über deren Beziehungen zu der Schleimhaut und den Drüsen[1]) Gaupp (88) genaue Angaben macht.

Der Hypoglossus, der bei den Reptilien teilweise Hirn- und Rückenmarksnerv ist, sich also von dem der Amphibien wesentlich unterscheidet, ist in seinem Verlauf bei der oben gegebenen Erklärung der schematischen Textfigur und auch bei der Schilderung der Muskulatur genauer berücksichtigt worden. Hier soll überhaupt nur dies wenige von den Zungennerven erwähnt werden, da wir sowohl betreffs der Entwickelung als auch über den Verlauf der Nerven beim erwachsenen Tier durch vorzügliche Arbeiten unterrichtet sind, auf die ich hier wohl verweisen kann. (Vogt, Bendz, Fischer, Corning, Mollier, van Bemmelen, Gaupp etc.)

Natürlich sind Wachstumsverhältnisse der ganzen Zunge und ihrer Muskulatur, auf die sogleich noch des näheren eingegangen werden soll, auch von Einfluss auf den Verlauf und das spätere Verhalten der Nerven.

Nur dann, wenn die Visceralbogen noch durch Taschen abgrenzbar erhalten sind, kann man hoffen, den durch die vergleichend anatomischen Ergebnisse dort etwa nachgewiesenen Nerven zu finden, wenn man auch in verhältnismässig frühen Stadien schon Verschiebungen zu finden erwarten muss. Sobald die Bogen auch nicht äusserlich mehr sichtbar sind, hat man an der Lage der ursprünglich zu ihnen gehörigen Nerven keinen Anhalt mehr, die Reste des Bogens zu bestimmen. Weil der glossopharyngeus in die Zunge tritt, ist damit durchaus noch

[1]) Bei dem Kapitel Drüsen kommen wir auch auf die Nerven und die wichtige Arbeit von Gaupp noch zu sprechen.

nicht gesagt, dass deswegen a priori auch der dritte Bogen zur Zungenbildung verwendet wird. Um derartige Fragen wie die nach der Teilnahme der Visceralbogen an der Konstituierung der Zunge zu entscheiden, müssen die verschiedensten Vorkommnisse bei der Entwickelung berücksichtigt werden, wobei unter anderen die Nerven auch zu beachten sind, denn es wäre thöricht diesen Gebilden, die sich schon für so manche wichtige Entscheidung äusserst wertvoll erwiesen haben, ihren Wert abzusprechen. Zum Schluss werden wir auch darauf noch zurückzukommen haben.

Entwickelung der Drüsen.

Die Drüsen der Zunge von Lacerta muralis habe ich auch in ihrer Entwickelung untersucht. Leydig leugnete das Vorhandensein von Drüsen bei Lacerta, Reichel und Gaupp sahen sie dagegen, wenn beide Autoren auch keine speziellen Angaben für Lacerta muralis machen, v. Seiller (91) nimmt eine vermittelnde Stellung ein.

Bei dem Stadium XV, dessen rekonstruierte Zunge in der Tafelfigur 27 abgebildet ist, findet man Drüsenanlagen auf der Zunge deutlich ausgebildet, sie bestehen aus kurzen soliden Epithelzapfen, die von der Oberfläche ausgehen und zwischen den zum Dorsum linguae ausstrahlenden Muskelfasern enden. (cf. Textfigur 46, 47). Sie sind fast über die ganze Zunge ausgebreitet, nur fehlen sie an den vordersten Enden der beiden vorderen Spitzen der Zunge (die hinteren Teile dieser Spitzen besitzen sie), und im hinteren Abschnitt der Zunge in einem dreieckigen medianen Felde, das in der Rinne liegt, die oben bei der Beschreibung der Rekonstruktion der Zunge geschildert wurde; die Basis des Dreiecks liegt nach dem Kehlkopf zu, die Spitze liegt nach vorn gewendet in der Mittellinie der Zunge. Am Seitenrande der Zunge sind nur dicht an seinem Übergange

zum Dorsum linguae Drüsen zu sehen; die früher beschriebene Ausstrahlung der Zungenscheide ist frei von Drüsenanlagen (cf. Textfigur 47). Die weiteren Schicksale dieser Anlagen habe ich nicht verfolgen können. Ähnliche Angaben über die Anlage der Lingualdrüsen hat Bayer gemacht, der aber auch mässig verzweigte Drüsen beschreibt.

Bei der erwachsenen Lacerta muralis sind die drüsigen Bildungen viel kleiner als man nach den Anlagen beim Embryo erwarten sollte. Man findet dort zwischen den Papillen, die in dem Drüsenanlagen enthaltenden Teile der Zunge allenthalben vorhanden sind, Einbuchtungen, die secernierende Elemente (nach Art der Schleimzellen) besitzen. Je nach der Ansicht der betreffenden Autoren, ob sie diese Krypten als echte Drüsen auffassen oder nicht, wechseln auch die Angaben über das Vorkommen, beziehungsweise das Fehlen von Drüsen. Darauf wurde eben schon hingewiesen. Nach den Bildern, die die Entwickelungsgeschichte aufweist, möchte ich wohl sagen, dass man berechtigt ist, an wahre Drüsen auf der Zunge von Lacerta zu glauben. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Anguis fragilis,[1]) nur dass dort die Krypten beim ausgebildeten Tiere noch viel tiefer sind. Einen Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge von Anguis giebt die Textfigur 49 wieder.

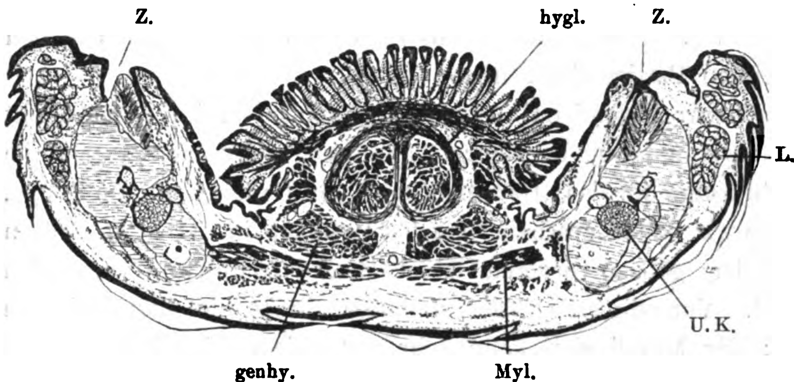
Was die in der Litteratur mehrfach erwähnten Beziehungen der Lingualdrüsen zu den Sublingualdrüsen anlangt, so ist entwickelungsgeschichtlich niemals etwa ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den beiden Drüsengruppen zu bemerken. Beide sind am angewachsenen Teil der Zunge bei Lacerta muralis immer getrennt durch die geschilderte Scheide der Zunge (cf. Textfigur 46, 47).

Leydig hat die Ansicht aufgestellt, dass die Sublingualdrüsen der Lacerten durch Herabrücken von der Zunge auf den

---

[1]) Leydig, der die Zunge von Anguis ganz genau beschreibt, erwähnt z. B. nicht, dass Drüsen auf ihr gefunden werden. Vergl. auch Oppel (1900).

Mundhöhlenboden aus den Zungendrüsen der Amphibien entstanden und demnach einem Teil der letzteren homolog seien. Reichel schliesst sich diesem Gedanken Leydigs an, indem er ausführt: „Erwägen wir, dass die Zunge durch Erhebung und Ablösung der Muskulatur des Mundhöhlenbodens entstanden ist, dass diese Erhebung auch die ihr aufliegende Schleimhaut mit den in ihr auftretenden Gebilden in die Höhe zieht, und



Textfigur 49.

Querschnitt des vorderen angewachsenen Teiles der Zunge von einem erwachsenen Anguis fragilis mit dem Unterkiefer. An der Oberfläche der hier im Bilde pilzförmig gestalteten Zunge sieht man die dicht nebeneinanderstehenden Drüsenschläuche (Krypten?) in der Schleimhaut. In diesen Drüsen sind auch die Zellen angegeben. entgegen der sonstigen Gewohnheit bei diesen Textfiguren das Epithel nur als schwarze Linie zu zeichnen. Die Muskulatur der Zunge ist recht ähnlich der bei Lacerta. Um den Hyoglossus (hygl.) bildet hier die cirkuläre Muskulatur einen vollständigen Ring, an dessen oberer (dorsaler) Seite Fasern der einen Seite in die andere übergeben. Der starke Genioglossus begiebt sich zum Seitenrand der Zunge, unter ihm liegt der punktierte Nervenast des Hypoglossus auf jeder Seite sichtbar (links zwei!). Die ventral von ihm liegende Muskelmasse gehört dem Geniohyoideus an (genhy.). Die Muskeln des Mundbodens sind ebenfalls gut gesondert zu erkennen. In den Seitenteilen des Kiefers (Knochen schraffiert) liegen noch die Zähne und die Labialdrüsen (L.). Der Processus entoglossus ist nicht auf dem Schnitt getroffen; er liegt auf weiter aboralwärts geführten Querschnitten in der ventralen Rinne zwischen den beiden Scheiden der Musculi hyoglossi.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

dass schliesslich die Zunge der Amphibien fast die ganze Breite des Mundhöhlenbodens einnimmt, die aller höheren Tiere indes nur den mittleren Abschnitt betrifft, so hat die Leydigsche Auffassung nichts Befremdendes."

Die Zunge der Anuren nimmt nun durchaus nicht regelmässig die ganze Breite des Mundbodens ein, sondern bisweilen

nur recht kleine Abschnitte. Für die Urodelen stimmt diese Angabe, wie wir gesehen haben, allerdings.

Gaupp sagt bei der Besprechung der Reichelschen Arbeit: „ich möchte in direktem Gegensatze dazu annehmen, dass bei den Sauriern nicht nur kein „Herabrücken“, sondern vielmehr ein weiteres „Heraufziehen“ von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge stattgefunden hat. Diese Annahme findet ihre wesentlichste Stütze in dem Auftreten eines Ramus lingualis des Trigeminus in den lateralen Partien der Zunge.“

Die vorliegenden Untersuchungen scheinen mir für die Ansicht Gaupp in letzter Hinsicht zu sprechen, allerdings sprechen sie wohl kaum für das „Heraufrücken“ von Drüsen auf die Zunge, denn wir haben gesehen, dass bei Urodelen in der That Drüsen auf dem ganzen vorderen Gebiet des Mundbodens vorhanden sind. Von diesen Drüsen stammen direkt die Zungendrüsen ab; der Mundboden kann sehr wohl die Fähigkeit Drüsen zu produzieren beibehalten, und es werden, wenn die Zunge so frei geworden ist, wie bei Lacerta, unter ihr wiederum Drüsen geliefert werden. Wenn Gaupp schliesslich sagt: „ich stimme der Reichelschen Ansicht, dass Zungen-, und Unterzungendrüsen nichts prinzipiell Verschiedenes, sondern vielmehr alle nur Teile der, ursprünglich gleichmässig über den Mundhöhlenboden verbreiteten (allerdings nur hypothetischen!) Drüsenschicht sind, durchaus bei“, so geben ihm meine Untersuchungen entschieden recht, denn sie sprechen durchaus für die morphologische Gleichwertigkeit der beiden Drüsenarten, da die Zungendrüsen entwickelungsgeschichtlich ursprünglich Mundhöhlenbodendrüsen sind. In der Entwickelungsgeschichte ist die Reichelsche Drüsenschicht nicht einmal hypothetisch, denn bei Salamandra und Triton haben wir unter und vor der Copula des Kiemenapparates in der That eine gleichmässige Drüsenschicht nachweisen können.

Bei aller Übereinstimmung mit der Gauppschen Ansicht geben meine Beobachtungen doch in mancher Hinsicht eine Erweiterung und tiefere Begründung jener Hypothesen.

Entwickelung der Sublingualdrüsen.

Ganz kurz mag hier noch auf die Entwickelung der Sublingualdrüsen hingewiesen werden. Zunächst sei darauf aufmerksam gemacht, dass Oppel (1900) deren Verhältnisse genauer untersucht hat. Er sagt darüber: „Bei dem von mir untersuchten Exemplar von Lacerta (es liess sich nachträglich nicht mehr feststellen, ob es sich um muralis oder agilis handelte, doch ist mir letzteres wahrscheinlicher) besteht die Sublingualdrüse aus zwei topographisch wie histologisch scharf getrennten Teilen, deren einen ich den vorderen unpaaren, deren anderen ich den hinteren unpaarigen Teil nenne. Die vordere unpaare Sublingualdrüse beginnt unpaar in der Mittellinie dicht hinter den Zähnen des Unterkiefers. Sie mündet mit zahlreichen Ausfuhrgängen zunächst in der Mittellinie und zu beiden Seiten derselben in eine Furche. Weiter hinten tritt nach aussen beiderseits eine neue Drüsenmasse auf, welche gleichfalls Ausfuhrgänge zur Oberfläche schickt und sich mit dem mittleren unpaaren Teil verbindet. Der mittlere, unpaare Teil spaltet sich dann in der Mittellinie und seine beiden Teilstücke verbinden sich, je eines mit einem der seitlichen Teile. — Diese beiden so enstandenen Teile laufen nun weiter nach hinten aus, mehr in die Tiefe tretend. Die hintere paarige Sublingualis beginnt sofort hinter der Teilungsstelle der unpaaren Drüse und erstreckt sich über den beiden Ausläufern der unpaaren gelagert und weiter als diese beiderseits am Boden der Mundhöhle im Bereiche des angewachsenen Teiles der Zunge nach hinten.“

Die Zellen der unpaaren vorderen Drüsen nähern sich im Aussehen den Eiweissdrüsenzellen der Säuger, während die der

paarigen hinteren Drüsen mehr Ähnlichkeit mit Schleimzellen haben.

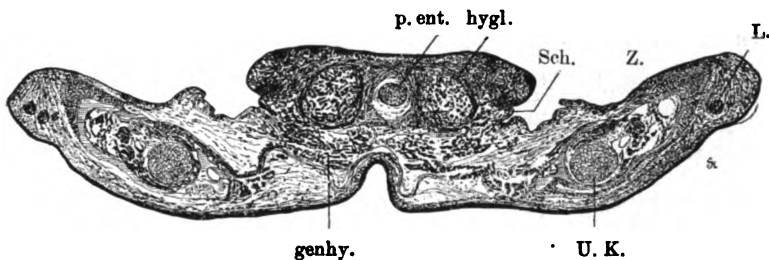
Für Lacerta muralis kann ich die Oppelschen Angaben durchaus bestätigen. Auch bei älteren Embryonen (Stadium XV) kann man die beiden Drüsengruppen schon in der ersten Anlage von einander unterscheiden. Sie liegen ganz ähnlich, wie beim erwachsenen Tier, nur dass der unpaare Teil der vorderen Drüse sich nicht unpaar anlegt. Man sieht in ihrem ganzen oralen Ausdehnungsbezirk kleine, solide Drüsenanlagen als kurze epitheliale Zapfen allenthalben sich in die Schleimhaut einsenken, die stets ein schmales Gebiet der Mittellinie freilassen, sich also auch vorn paarig anlegen. Erst später kann dann also eine Art Verschmelzung der sich auf einem kleinen Raum mächtig ausdehnenden Drüsen eintreten, wobei auch die Mittellinie nicht frei von Drüsen bleibt und der ganze Drüsenkomplex vorn dann unpaar erscheint.

Die hinteren Sublingualdrüsen legen sich ebenfalls als äusserst zahlreiche, dicht nebeneinander gedrängte Epitheleinsenkungen an, die sehr viel dichter stehen als die vorderen Organe, wie das Oppel auch beim erwachsenen Tier beobachtet hat. Streng genommen darf man nicht von je einer Sublingualdrüse reden, sondern von einem Drüsenkomplex, der aus zahlreichen Einzeldrüsen besteht, die alle gesondert an der Oberfläche münden.

Topographie des Zungenbeines und Wachstum der Zunge.

Betreffs der histologischen Differenzierung des Gewebes, aus dem die Zungenanlage besteht, ist das Wesentliche bei der Schilderung der Entwickelung der Knorpel, Muskel etc. gesagt, die allmählich in dem zunächst ganz gleichartigen Gewebe entstehen oder dort hineinwachsen. Es mögen hier nur noch einige, wenn ich so sagen darf topographische Verhältnisse besprochen werden.

Bei der Entwickelung der Knorpel des Kiemenapparates wurde schon kurz auf die Verschiebung der Lage des Processus entoglossus hingewiesen. Textfigur 42 zeigt die primitive Lage des Fortsatzes in seiner ganzen Ausdehnung auf einem Sagittalschnitt. Er beginnt oralwärts vom Kehlkopfeingang und zieht bis nahe zur Spitze der Zungenanlage hin. Zunächst liegt der hintere Teil in einiger Entfernung von der Oberfläche der Mundhöhlenschleimhaut, dann nähert er sich dieser Oberfläche, um im



Textfigur 50.

Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge und des Unterkiefers eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV). Die Zunge springt mässig stark in die Mundhöhle vor. Vereinzelte Drüsenanlagen sind an ihrer lateralen Oberfläche zu sehen. In der Zunge sind die Querschnitte der Musculi hyoglossi (hygl.) von einer zirkulären Muskelscheide umgeben. Die beiden Muskelstränge liegen von der Medianlinie entfernt und haben zwischen sich den Processus entoglossus (p. ent.) liegen, der ebenfalls eine Scheide bekommen hat. Dieser Processus liegt hier ziemlich nahe der dorsalen Fläche der Zunge (cf. Textfigur 47 u. 51). Unter den Hyoglossi liegen Fasern des Geniohyoideus quer getroffen. Am Seitenrande der Zunge ist der hinterste Rest der Zungenscheide (Sch.) noch zu sehen, der durch eine deutliche Falte von dem bogigen Rande der Zunge abgegrenzt ist. Im Kiefer ist der Meckelsche Knorpel (U. K) auf jeder Seite zu sehen mit den um ihn liegenden Knochenplatten (schraffiert). Lateral von den ebenfalls abgebildeten Zähnen (Z.) liegen Reste der Labialdrüsen (L.).

Vergrösserung 1 : 45.

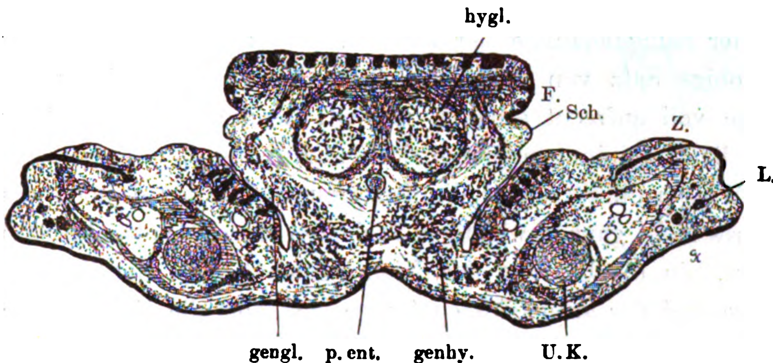
ganzen weiteren Verlaufe dicht unter ihr in ziemlich gleich bleibender Entfernung zu liegen. In älteren Stadien zeigen Querschnitte aus verschiedenen Regionen der Zunge, dass eine wesentliche Änderung in diesem Verhalten eingetreten ist (cf. Textfiguren 50, 51).

Im hinteren Abschnitt liegt der Processus nahe dem Dorsum linguae, von einer Scheide, die beim ausgebildeten Tiere Muskelfasern enthält, umgeben; neben ihm liegen die Querschnitte der Musculi hyoglossi, ebenfalls von einer oben beschriebenen

Scheide umhüllt, als drehrunde Stränge. Weiter oralwärts fallende Querschnitte (Textfigur 51 und 46) zeigen dann aber diesen Processus ganz nach der Unterseite der Zunge hin verlagert, sodass die beiden Musculi hyoglossi vollkommen dorsal von ihm gelegen sind. Natürlich ist diese Verlagerung des Processus eine durchaus passive, er wird von diesen beiden Muskelwülsten oralwärts überwachsen, wie wir ja auch bei der Entwickelung der Form der Zunge sahen, dass die mediane Leiste durch die beiden seitlichen Längswülste verdrängt wird: dies findet hier also erst seine Erklärung. Das Streben der beiden Muskeln eine derartige Lage einzunehmen, zeigt sich schon frühzeitig, nachdem sie sich als selbständige Anlage differenziert haben. Textfigur 44 lässt dies schon deutlich erkennen, denn die oralen Enden der Hyoglossusanlage streben nach der Oberfläche der Zunge hin und im weiteren Verlauf der Entfaltung wölben sie die Schleimhaut der Zunge hervor und erzeugen die in jenen Stadien beschriebenen Wülste an der Mundhöhlenfläche der Zunge und drängen dadurch den Knorpelstab des Processus entoglossus ventralwärts. Das ist aber nicht so wörtlich zu nehmen, dass dabei der Knorpelstab etwa ventralwärts verbogen wird, denn davon ist nichts zu bemerken, wie eine Reihe von Rekonstruktionen, die von den verschiedenen Stadien der Ausbildung des Knorpelskelettes gemacht wurden, beweisen, sondern die Zunge mit den genannten Muskeln wächst über das Niveau des Knorpels heraus, ein Vorgang der Hand in Hand geht mit der Befreiung der ganzen Zunge von der Unterlage — vom Mundboden.

Das Konvergieren der beiden Musculi hyoglossi, das beim Vergleichen der Textfiguren 50 und 51 deutlich ist, ist auch schon in der Anlage der Muskeln zu bemerken, wie sehr deutlich Schnitte durch den Kopf von Embryonen erweisen, die parallel dem Verlaufe dieser Muskeln geführt sind. Bei der weiteren Ausdehnung der Muskeln wird diese Konvergenz oral-

wärts immer stärker, sodass sie sich beide in der Mittellinie fast berühren wie Textfigur 51 zeigt. Die Zungenspitzengegend entsteht also, wie auch diese Betrachtung ergiebt, durch das Vorwachsen des betreffenden Teiles über die ursprüngliche Anlage hinaus, während im Vergleich dazu der hintere Abschnitt, der Zungengrund, teilweise wenigstens seinen ursprünglichen Charakter beibehält. Der vordere Teil wächst jedenfalls viel



Textfigur 51.

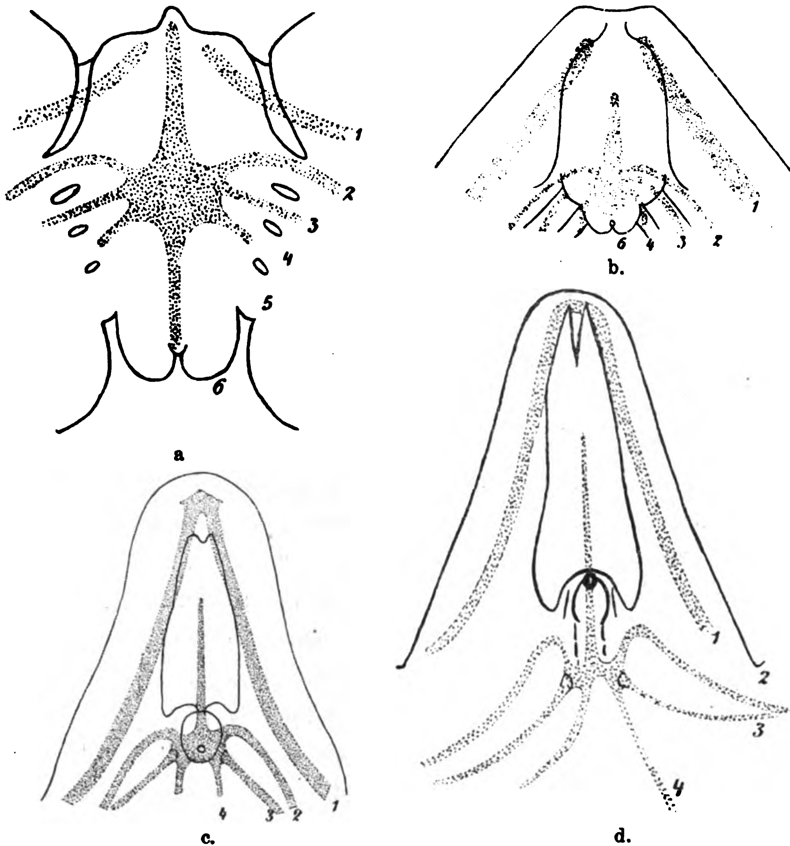
Querschnitt durch den vorderen angewachsenen Teil von der Zunge und dem Kiefer von einem Embryo von Lacerta muralis (XV). Auf dem Dorsum der Zunge sind zahlreiche Drüsen anlagen. In der Zunge liegen die Querschnitte der beiden Musculi hyoglossi (hygl.) dicht neben einander, von ihrer muskulösen Scheide umgeben, die in die Schleimhaut des Dorsum linguae ausstrahlen; dort zieht quer herüber der Musculus transversalis linguae. Ventralwärts in der Rinne zwischen den beiden Hyoglossi liegt der Processus entoglossus (p. ent.) (vergl. Textfigur 50). Von unten her strahlt in die Scheide (Sch.) der Zunge, die vom eigentlichen Zungenkörper durch die tiefe Falte (F.) abgegrenzt ist, der Musculus genioglossus, um dann von dort in den Rücken der Zunge überzugehen. Mit ihm hängt der Musculus geniohyoideus am Boden der Mundhöhle zusammen. Lateral von der Zunge liegen die Sublingualdrüsen in dem für sie bestimmten, oder vielmehr von ihnen gebildeten Schleimhautwulst. Der Unterkieferknorpel (U. K.) ist von einer dünnen Knochenmasse (schraffiert) umgeben. Lateral am Kieferrande liegen die Zahnleisten und die Labialdrüsen.

Vergrösserung ca. 1 : 60.

schneller als der hintere, wie das auch deutlich erwiesen wird durch die Betrachtung der schematischen Abbildungen 52a bis d, an denen die stark und schnell zunehmende Konvergenz der Unterkieferskelettstücke dargestellt ist, die nur durch die angedeutete Form des Wachstums zu erklären ist. Auf weitere wichtige Wachstumsverhältnisse, die durch diese Abbildungen veranschaulicht werden, werden wir sogleich des näheren eingehen;

es sei hier nur noch bemerkt, dass die Eidechsenzunge auch in ihrem hinteren Abschnitt im Vergleiche mit den Zuständen der Embryonalzeit weitgehende Umbildungen zeigt, die eine starke Differenzierung und eine spezialisiertere Ausbildung dieser Gegend veranlassen, als wir sie z. B. bei der Säugetierzunge finden; denn wie wir sahen, wachsen bei Lacerta hinten noch die beiden Zipfel heraus, die eine viel schärfere Abgrenzung und also auch eine speziellere Ausbildung zeigen, als es jemals bei der Säugetierzunge der Fall ist. Trotz alledem kann aber der obige Satz von dem Wachstum des vorderen Teiles der Zunge voll aufrecht erhalten werden, denn diesem gegenüber sind die Umbildungen hinten doch nur gering.

Wie erwähnt zeigen die Textfiguren 52a bis d noch ein anderes nicht ganz unwichtiges Verhalten der sich entwickelnden Zunge. In die Umrisse der Kiemengegend resp. der Zungenanlage und der ausgebildeten Zunge sind dort die Formationen der Knorpel resp. Knochen des Unterkiefers und des Zungenbeinapparates punktiert hineingezeichnet, projiziert auf die Oberfläche der Zunge. In Textfigur 52a liegen die Knorpelanlagen vollkommen in den zugehörigen Visceralbogen, die noch deutlich abgrenzbar sind. Vier Bogen enthalten Knorpelanlagen; die drei letzten vereinigen sich zu der median gelegenen Copula, die eine deutliche Platte darstellt, von der oralwärts der Processus entoglossus ausgeht, während sich aboralwärts chondroblastemartiges Gewebe bis zum Kehlkopfeingang hin erstreckt. Entsprechend der annähernd frontalen Stellung der Visceralbogen stehen die Knorpelanlagen auch frontal, nur die Unterkieferbogen konvergieren schon deutlich nach dem Munde zu, in Wirklichkeit noch etwas stärker als es in der Abbildung dargestellt werden konnte, da die Knorpel senkrecht zur Ebene der Zeichnung weiter nach vorn treten, was bei der Projektion natürlich nicht klar gemacht werden kann. Die auf der Zeichnung ersichtliche vordere Spitze der Zungenanlage ist auch nicht die Spitze der Zunge, denn



Textfigur 52 a bis d.

Schematische Abbildungen, die in vier verschiedenen Stadien die Beziehungen des Visceralskelettes zu der Zungenanlage bezw. zur Zunge selbst zeigen sollen.

a. Umrisszeichnung der Rekonstruktion, die in Tafelfigur 21 (Stadium XI) abgebildet ist, und in die die punktierten Visceralknorpelanlagen hineingezeichnet sind. Diese Knorpel sind in allen Figuren in der Blickrichtung, in der man die durchsichtig gedachten Modelle ansieht, auf ihre dorsale Oberfläche projiziert gedacht. Hier sind vier Paare von Knorpeln gezeichnet; alle liegen in den Bogen, in denen sie entstanden sind. Die Bogen sind durch schlitzförmige Taschen abgegrenzt. und mit den Zahlen 1—6 bezeichnet. Die ersten Knorpel sind leicht gebogene Spangen, die zweiten, dritten und vierten Knorpel sind von vorn nach hinten kürzer werdende Stäbe, die in der Mittellinie mit der breiten Copulaplatte zusammenhängen. Von dieser geht nach vorn der Processus entoglossus in die Zungenanlage, nach hinten der früher beschriebene Zusammenhang mit der Gegend des Aditus laryngis.

Vergrösserung 1 : 50.

b. Der hintere Teil der Zungenanlage zu dem Kehlkopf hin ist stark verkürzt gedacht. cf. Tafelfig. 22 der Rekonstruktion desselben Stadium (XII). Die ersten Bogen enthalten die stärker oralwärtes konvergierenden Spangen der Meckelschen Knorpel. Am hinteren Zungenrande sind noch drei Bogen zu erkennen. Die Taschen sind durch einfache Linien bezeichnet. Die zweiten, dritten und vierten Knorpel liegen noch ziemlich genau in den zugehörigen Bogen. Processus entoglossus geht von dem verdickten Körper der Copula nach vorn. Die Platte der Copula, an der die drei Bogenpaare ansetzen, ist von dem Körper verdickt.

Vergrösserung 1 : 25.

c. Umrisszeichnung von der Rekonstruktion, die in der Tafelfigur 25 abgebildet ist (Stadium XIV) Die Bogen sind durch Schlundtaschen nicht mehr abgrenzbar. Die Unterkieferknorpel, die in der Mitte vereint sind, konvergieren jetzt ganz spitzwinklig. Die drei hinteren Knorpelpaare sind jetzt aus dem Bereich der Zunge vollständig herausgerückt Der Aditus laryngis liegt auf der Copula. Der Processus entoglossus ragt weit in die Zunge vor.

Vergrösserung 1 : 25.

d. Umrisszeichnung der Zunge, des Kehlkopfes und des Kiefers nach einem Kaliglycerinpräparate der erwachsenen Eidechse. Die Unterkiefer sind ähnlich wie in der vorigen Figur gestaltet. Auch der Larynxeingang ist jetzt weit über die Copula des Zungenbeines oralwärts hinausgerückt. Die Verlaufsrichtung der hinteren drei Bogen ist etwas verändert, sie sind aber auf den ersten Blick mit jenen der früheren Stadien zu identifizieren. Von der Copula ragt der Proc. entoglossus in den festgewachsenen Teil der Zunge hinein.

Vergrösserung ca. 1 : 4.

diese ist, wie das früher ausführlich dargestellt wurde, umgebogen und nach vorn noch weiter zu verfolgen; das ist aber für die hier zu erörternden Dinge ohne Belang.

In der Textfigur 52b ist schon eine bedeutende Verschiebung eingetreten. Hier ist die ganze Zungenanlage zu übersehen, die Zunge selbst schon gut abgrenzbar. Vier Visceralbogen sind auch hier noch zu erkennen, in denen die zugehörigen Knorpelanlagen liegen. Die Vergleichung mit Textfigur 52c lässt wohl erkennen, dass der Zungenbeinapparat zum Kehlkopfeingang, der am hinteren Rande als kreisförmige Öffnung sichtbar ist, hin verschoben ist; hier sind die drei letzten Bogenpaare zusammengedrängt, während der erste deutlich verbreitert und oralwärts verschoben ist. Die Konvergenz sämtlicher Knorpelspangen ist, wie leicht ersichtlich, stärker geworden. In der Textfigur ist die Zunge und der ganze vordere Rand des Unterkiefers deutlich in eine lange, vorn abgestumpfte spitze Form ausgezogen, was besonders gut in die Augen fällt bei der Betrachtung der Unterkieferknorpel, die jetzt zusammen einen aboralwärts offenen, spitzen Winkel von ca. 40° bilden, während sie kurz vorher noch einen solchen von 90° bildeten. Die Abgrenzung der einzelnen Bogen ist nicht mehr erkennbar, wohl erhalten sind aber die drei Knorpel der zweiten bis vierten Bogen, die Copula und der Processus entoglossus. Der Aditus laryngis ist um ein beträchtliches Stück weiter oral verschoben, in dem Sinne also, wie es im vorher beschriebenen Stadium angebahnt war. Die Textfigur 52d zeigt uns nun die Verhältnisse bei einem ausgewachsenen Tiere. Das dieser Zeichnung zu Grunde liegende Präparat wurde so gewonnen, dass der Unterkiefer einer erwachsenen Lacerta muralis nach der Vorschrift von O. Schultze in Kalilauge-Glycerin aufgehellt wurde. Dann wurde bei vierfacher Vergrösserung eine Photographie angefertigt, deren Überzeichnung das vorliegende Bild geliefert hat. Hier ist das Verwachsen der Zunge über den Zungenbeinapparat

hinaus besonders auffallend geworden; ihr ist der Kehlkopfs eingang gefolgt, der jetzt am vorderen Ende des hinteren Drittels des Processus entoglossus liegt. Aufs allerbeste zeigt also die Ontogenie der Zunge und des Kehlkopfes bei einer Species den von Gegenbaur in der Reihe der höheren Wirbeltiere vergleichend anatomisch bewiesenen Satz von dem oralwärts Vorwachsen der Halseingeweide über das Visceralskelett heraus. Die Knorpel selbst bieten kein wesentliches Interesse mehr, sie sind vollkommen dem entsprechend gestaltet, wie sie sich zu früher Zeit schon angelegt hatten, und sie machen in ihrer Deutung beim ausgewachsenen Tiere als Gebilde des zweiten, dritten und vierten Visceralbogens absolut keine Schwierigkeiten. Darin unterscheidet sich der Zungenbeinapparat der Lacerten nicht unwesentlich von dem der Urodelen und Anuren, bei denen viel weitergehendere Umbildungen statt haben, die vielleicht nicht nur durch die Entwickelung der Zunge bedingt sein können, denn diese ist, wie wir auch in dem vergleichenden Teile sehen werden, bei den Amphibien sicher primitiver als bei den Reptilien.

Lage der Zungenanlagen zur Rachenmembran.

Die Beziehung der einzelnen zur Zungenanlage verwendeten Gebiete des Mundbodens zur Rachenmembran muss hier noch im Zusammenhang beachtet werden, da wir auf diesen Punkt bei den Amphibien ebenfalls unsere spezielle Aufmerksamkeit gerichtet hatten. In der Rekonstruktion des Stadiums I von Lacerta muralis sahen wir den Ansatz der Rachenmembran am Unterkiefer noch in einer kleinen Leiste, die frontal gestellt war, angedeutet (cf. Tafelfigur 15). Aus der Lage der Rachenmembran, die auch noch an Stadien beobachtet wurde, die sie vollständig ausgebildet enthielten, kann mit Sicherheit entnommen werden, dass das Gebiet des Tuberculum impar und natürlich

aller von ihm aboral liegenden Teile des Mundbodens, die zur Zunge verwendet werden, vom Entoderm abstammende Epithelialüberzüge jenem Organ liefern. Dagegen ist dies nicht so leicht bei den ersten Schlundbogen zu entscheiden. Die Rachenmembran setzt zwar am vorderen Rand der hier noch sehr schmalen Schlundbogen an. Diese verbreitern sich aber im Laufe der weiteren Entwickelung ganz ausserordentlich und wenden immer breiter werdende Flächen der eigentlichen Mundhöhle zu, wie wir oben mehrfach erwähnten. Ein grosser Abschnitt der ersten Schlundbogen liefert die von mir so benannten seitlichen Zungenwülste, die ja bei der Ausbildung der Zunge eine sehr grosse Rolle spielen. Wenn diese ganz von den innerhalb (aboral) der Rachenmembran, die leider zu früh verschwindet, liegenden Teilen der Unterkieferbogen geliefert werden, dann müssten diese Abschnitte gerade besonders stark sich ausdehnen, was allerdings nicht von der Hand zu weisen ist.

Bei genauer Betrachtung hat es aber doch den Anschein, als wenn auch Gebiete, die ausserhalb der Rachenmembran liegen, zur Ausbildung der so mächtigen seitlichen Zungenwülste verwendet würden. Dann käme also auch das Ektoderm bei der Bildung des epithelialen Überzuges der Zunge in Betracht. Nach dem, was ich bei Säugetieren über dieselben Verhältnisse gesehen habe, liegen dort die Dinge z. T. klarer, und wir müssen wohl die definitive Beantwortung dieser Frage bis nach der Schilderung jener Vorgänge verschieben.

Vergleichung.

Wir unternehmen nun auf Grund der vorliegenden Untersuchungen die Zunge der Reptilien mit der der Amphibien zu vergleichen. Zunächst erwägen wir, welche Gebiete des embryonalen Mundbodens bei der Zungenbildung verwendet werden

und daraus wird sich dann eventuell ergeben, ob die Zungen der Amphibien und Reptilien ganz oder nur teilweise ihrer Entstehung nach homolog sind. Wir brauchen zu dem Zwecke keinen besonderen Unterschied zwischen der Urodelen- und Anurenzunge zu machen, sondern können allgemein von der Amphibienzunge reden, da wohl genetisch zwischen den beiden Ordnungen Unterschiede konstatiert werden konnten, die aber doch nicht so bedeutend waren, dass wir nicht annehmen dürften, beide Organe seien im grossen und ganzen gleichwertig.

Bei den Amphibien entsteht die Zunge aus dem vordersten Teile der Copula und einem vor ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gebiet des Mundbodens; beide Teile verschmelzen so innig mit einander, dass beim ausgebildeten Tier keine Trennung mehr besteht[1]).

Bei den Reptilien besteht zwischen den medialen Abschnitten der Visceralbogen ein mesobranchiales Gebiet, das wir wohl mit der Copula der niederen Tiere vergleichen dürfen. Allerdings bestehen Unterschiede im Verhalten der Copula bei älteren Larven der Amphibien und den Embryonen von Lacerta. Bei jenen Amphibien haben wir eine oralwärts gelegene ziemlich kurze Copula, zu der von hinten nach vorn konvergierend die einzelnen Visceralbogen herantreten, ein Verhalten, das wir erst in ziemlich späten Stadien bei Lacerta ähnlich wiederfinden.

In früheren Stadien sehen wir bei Lacerta einen sehr viel primitiveren Zustand, indem die annähernd frontal gerichteten Visceralbogen an die durch die ganze Ausdehnung der Kiemenregion median ziehende Copula herantreten (vgl. hierzu die Tafelfiguren 20 und 21 und auch die Textfigur 52a, bei denen

1) Nur die Drüsen geben bei Alytes, Pelobates, Salamandra etc. einen Anhalt zur Abgrenzung beider Teile.

an den eingezeichneten Knorpeln diese Thatsache wohl noch erkannt werden kann).

Später erst tritt dann eine Reduktion des aboralen Teiles der Copula ein, womit dann die erwähnte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Amphibien erreicht wird. Wir dürfen also den rundlichen vorspringenden Höcker, wie er am vorderen breiten Ende der Copula in Tafelfigur 17 zu sehen ist, wohl gleichsetzen mit dem bei Urodelenlarven so ausserordentlich scharf vorragenden oralen Rande der Copula (primitive Zunge), zumal auch bei Lacerta, wie bei den Amphibien, oralwärts von ihm die mediane Anlage der Thyreoidea zu finden ist. Diese Copula wird in ihrem vorderen Teil ebenso wie bei den Amphibien auch bei Lacerta zur Zungenbildung verwendet, und zugleich mit ihr die angrenzenden Teile der herantretenden Visceralbogen (2 u. 3). Darin besteht also zwischen den beiden Tierklassen wohl Übereinstimmung. Allerdings darf man annehmen, dass eine fortschreitende Entwickelung bei den Reptilien gegenüber den Amphibien zu konstatieren ist, indem sicher grössere Abschnitte der an die Copula herantretenden Bogen bei Lacerta mit in die Zunge hineinbezogen werden als bei den untersuchten Amphibien, wo nur die unmittelbar an die Copula grenzenden Teile der zweiten Bogen Verwendung finden. Diese Entscheidung hat aber deswegen bei den Amphibien gewisse Schwierigkeiten, weil dort die Abgrenzung der Weichteile der Bogen gegen die Copula nicht so deutlich ist, wie bei den Reptilien, bei denen die auch namentlich noch in späteren Stadien sehr gut und scharf vorspringende Copula leicht zu erkennen ist.

Die zweite Anlage der Amphibienzunge, die bei weitem die wichtigste Rolle spielt, war das Gebiet, das zwischen Copula und Unterkieferbogen gelegen ist. Es fragt sich, finden wir auch bei Reptilien einen ähnlichen Abschnitt, der für die Zungenbildung verwendet wird? Die Antwort auf diese Frage giebt die

obige ausführliche Darstellung, in der wir auf ein sich allmählich immer mehr hervorwölbendes und vorschiebendes Gebiet aufmerksam machten, das genau an jener Stelle liegt, die wir bei den Amphibien als besonders wichtig erkannten. Wir nannten den Abschnitt bei der Eidechse, indem wir eine alte Bezeichnung wieder aufnahmen, Tuberculum impar. Ich stehe also nicht an, dieses gleichzusetzen dem präcopularen Abschnitt des Mundbodens der Amphibien, der ihnen den Hauptteil der Zunge liefert. Ganz ähnlich wie dort, erhebt sich bei Lacerta das ursprünglich plane Gebiet, legt sich an den oralen Rand der Copula an, und wird, das ist ja die Hauptsache, mit zur Zungenbildung verwendet. Im einzelnen bestehen natürlich noch Unterschiede. So zeigt dies Tuberculum impar sehr bald mehrere Abschnitte: einen median gelegenen First, der mit der Copula verschmilzt und zwei seitliche Flügel, die an die vorderen, oralen Ränder der zweiten Visceralbogen anstossen. Jedoch auch bei Amphibien kann man bald in diesem präcopularen Gebiet einen mittleren und zwei seitliche Teile unterscheiden, indem hier die Musculi genioglossi hineinwachsen. Der Raum zwischen ihnen entspricht dem medianen Teil des Tuberculum impar, die primären Endigungsstellen der Muskelanlagen den eben genannten seitlichen Flügeln. Ein weiterer bemerkenswerter Unterschied besteht bei beiden Klassen darin, dass die Amphibien (das betrifft die Urodelen allein) schon an jener Stelle Drüsen besitzen und so ein histologisch und funktionell wohl differenziertes Feld in die Zungenbildung mit aufnehmen; davon ist natürlich bei den Reptilien durchaus keine Rede. Hier wird das Feld für die Zungenanlage viel früher verwendet, ja sogar ehe die Muskeln sich zu diesem Tuberculum hinbegeben haben; wenn die Musculi genioglossi sich entwickeln, ist das Tuberculum schon so vollständig mit den anderen Teilen der Zungenanlage verschmolzen, dass es nicht mit Sicherheit mehr von ihr abgegrenzt werden kann.

Damit wäre also gezeigt, dass die Teile des Mundbodens, die bei den Amphibien für die Zungenbildung verwendet werden, auch bei Lacerta demselben Zwecke dienen. Bei Lacerta wird aber noch mehr vom zweiten Bogen dazu gebraucht als bei den Amphibien und ausserdem ist es oben höchst wahrscheinlich gemacht worden, dass auch Teile der medialen Abschnitte der dritten Bogen für die hintersten Partien der Reptilienzunge verwendet werden (cf. auch die Zusammenfassung).

Wie die oben gegebene Schilderung ersehen lässt, ist aber die Zunge von der Eidechse noch lange nicht fertig, es fehlen noch die bedeutendsten Stücke, nämlich die sogenannten seitlichen Zungenwülste, die als abgegliederte paarige Teile von den ventralen Flächen der ersten Schlundbogen geliefert werden und sich an die Copula des Tuberculum impar und an seine seitlichen Flügel ansetzen. Diese bilden mit dem grössten Teil der Zunge fast den ganzen Körper und sicher die beiden Spitzen. Diesen Wülsten entsprechen keine Bildungen bei den Amphibien; sie sind neue Erwerbungen der Reptilien, die einen bedeutenden Zuwachs der Masse der Zunge bedingen und natürlich auch wesentlich zur Vervollkommnung des Organes beitragen. Dem Bedürfnis, die Zunge erweiterter Funktionen fähig zu machen, konnte also in der phylogenetischen Entwickelung nicht dadurch abgeholfen werden, dass die von den Amphibien ererbte Zunge bei den Reptilien stärker wuchs, sondern es musste neues Bildungsmaterial herbeigebracht werden, das sich in Abschnitten der ersten Schlundbogen vorfand, die bisher sich gar nicht an der Zungenbildung beteiligt hatten und in den oben erwähnten Teilen der dritten Bogen.

Wie der erste Bogen dazu kommt sich bei der Zungenbildung nützlich zu machen, dafür können wir keinen Grund einsehen, er schliesst sich aber aufs beste der Entwickelung der Zungen in der Vertebratenreihe an, indem von der primitiven Fischzunge ausgehend, bei den Amphibien oralwärts von der

primitiven Zunge gelegene Mundbodengebiete für die definitive Zunge gebraucht werden und bei den Reptilien noch weiter oralwärts gelegene Teile des ersten Bogens dem Zweck der Vervollkommnung dienen. Der Fortschritt in der Ausbildung dieses Organes geht, trotzdem sich die Bildungsstätten des verwendeten Materiales nahe berühren, doch in grossen Sprüngen, sodass wir auch hier wieder die riesigen Lücken klaffen sehen, die die genannten Tierklassen trennen. Immerhin ist aber doch durch diese entogenetische Forschung ein gewisser Zusammenhang der scheinbar unvermittelt sich gegenüberstehenden Formen erreicht worden, der vielleicht noch vollständiger wird, wenn wir alle Reptilien und Amphibienordnungen genau in Hinblick auf den Bau und die Entwickelung der Zunge kennen. Die vergleichende Forschung, die nur ausgebildete Formen untersucht, hat für das Verständnis der Bildung der Zunge bis jetzt ähnliches nicht erreichen können.

Nun wird es auch erklärlich, warum ein neuer Nerv in den vorderen und seitlichen Gebieten der Zunge der Reptilien aufgetreten ist, der den Amphibien durchaus fehlt. Vom ersten Schlundbogen beteiligen sich nun bestimmte Abschnitte an der Zungenbildung und daher giebt der Trigeminus einen besonderen Ast dieser vom ersten Bogen abgespaltenen Partie mit: den Nervus lingualis. Gaupp, der die Zungennerven genau verfolgt hat, hat auch diesen Umstand richtig erkannt, indem er sagt: bei den Lacerten findet ein weiteres Heraufrücken von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge statt. Aber erst die Entwickelungsgeschichte giebt genauen Anhalt, welche Gebiete für die Vergrösserung der Zunge in Frage kommen.

Eine phylogenetische Deutung des Gebietes des Tuberculum impar und der ihm bei Amphibien entsprechenden präcopularen Mundbodengegend schon hier zu geben, ist unmöglich. Wir haben

vorher erst die übrigen höheren Tierklassen hinsichtlich der Zungenbildung zu untersuchen, bei welchen wir dies Tuberculum in viel beträchtlicherer Ausbildung beobachten werden.

Dass die Drüsenbildungen bei den Reptilien sich nicht so primitiv verhalten, wie bei den Amphibien, zumal speziell wie bei den Urodelen, ist verständlich, da wir ja schon bei Anuren bedeutende Abweichungen in der Zeit der Anlage der Drüsen von den Urodelen finden. Auch bei Lacerta treten drüsenähnliche Gebilde ganz am Ende der Embryonalzeit auf. Bei den Amphibien konnten wir schliesslich sagen, dass die spezifischen Drüsen der Zunge ausschliesslich von dem präcopularen Mundbodengebiet geliefert wurden. Diesem Gebiet homologisierten wir den als Tuberculum impar bezeichneten ebenfalls präcopularen Mundhöhlenboden bei Lacerta. Liefert dieses nun etwa nur die drüsenähnlichen Bildungen auf der Eidechsenzunge? Wir haben oben schon auseinandergesetzt, wie schwankend die Angaben über Drüsen der Zunge von Lacerta sind, auch bei den neuesten Litteraturangaben finden wir ähnliches. Ich glaube, wir haben auf der ganzen Zunge meistens Krypten, nur sehr wenige spezifische Drüsen. Als sehr voluminöse Organe liegen dagegen unter der Zunge wahre Drüsen, die ihrer Bedeutung nach schon gewürdigt worden sind (cf. S. 719). Ihnen entsprechen bei den Amphibien keine an gleicher Stelle liegende Gebilde. Deswegen können wir die oben gestellte Frage an dem vorliegenden Reptilienmaterial nur so beantworten, indem wir sagen, dass hier auf der Zunge nur die Anlagen von drüsenartigen Epitheleinstülpungen während des Embryonallebens gefunden werden. Diese liegen im Gebiet des Tuberculum impar und auf den seitlichen Zungenwülsten, nicht auf dem Gebiet „der primitiven Zunge“. Später finden wir dann auf der ganzen Zunge nur die Charaktere der übrigen Mundschleimhaut (Krypten, Schleimzellen etc.), während die Bildung der spezifischen Drüsen teilweise unterdrückt ist, das Tuberculum impar also seine spe-

zielle Beziehung zu jenen Drüsen zu entfalten keine Gelegenheit fand[1]).

Holl (87 b Figur 3) hat eine schöne Abbildung der Oberfläche der Zunge von Lacerta gegeben, an der verschiedene Abschnitte makroskopisch recht deutlich unterschieden werden können. Man sieht dort in einem mittleren Bezirk unregelmässig neben einander gestellte Papillen liegen, während sich zum Rande hin in Leisten angeordnete Papillen in regelmässiger Verteilung anschliessen. Diese beiden Hauptteile der Zungenoberfläche entsprechen aber nicht etwa Teilen, die in der Entwickelungsgeschichte der Zunge sich aneinandergelegt haben, denn die Papillen legen sich zu einer Zeit an, wenn sämtliche zur Zunge zusammentretende Abschnitte schon vollkommen miteinander verschmolzen sind. Beim Weiterwachsen der Zunge müssen natürlich die Randpartien besonders stark wachsen, und jene Papillenreihen, die als blattartige Erhebungen zu erkennen sind, zeigen recht schön die Wachstumsrichtung der betreffenden Teile der Zunge. Diese geht im mittleren und vorderen Abschnitt der Zunge von der medianen Fläche nach rechts und links (lateral), während sie im hinteren Teil deutlich aboral ist, entsprechend den dort hervorwachsenden hinteren Spitzen. Ganz ähnlich fanden wir auch auf der Zungenoberfläche der Salamander jene Wachstumsrichtung angedeutet (Tafelfigur 3).

Bei den Amphibien sahen wir ferner die Beziehungen, die der Musculus genioglossus zu dem präcopularen Mundhöhlenboden hat, sowohl bei Urodelen wie bei Anuren. Bei den Reptilien ist eine Verwischung der primitiven Verhältnisse eingetreten, indem eine deutliche Abgliederung des Genioglossus erst erfolgt,

[1]) Man vergleiche damit aber die Angaben von der Anlage epithelialer Einstülpungen auf der ganzen Zunge mit Ausnahme eines kleinen, hinteren Gebietes.

wenn das Gebiet des Tuberculum impar schon so mit der Zungenanlage verschmolzen ist, dass es nur noch undeutlich abzugrenzen ist. Immerhin können wir wohl sagen, dass die Richtung der ersten Zellreihen des Muskels ungefähr nach der höchsten Erhebung des Gebietes des Tuberculum hinweist. Zu detaillierte Ähnlichkeit dürfen wir hierin zwischen beiden Tierklassen kaum erwarten.

Schliesslich wäre noch der Scheidenbildung der Zunge der Reptilien zu gedenken und zu fragen, ob wir ähnliches bei Amphibien sehen. Der wichtigste Punkt in der Anatomie dieser bei Lacerta muralis rudimentären Scheide war neben der Form, dass Muskelfasern des Genioglossus in sie hineinstrahlten. Bei Urodelen haben wir gewiss keine ihr vergleichbare Bildung. Bei Anuren dagegen wurde bei mehreren Formen auf eine sublinguale Wulstbildung hingewiesen, die ebenfalls Muskelfasern des Musculus genioglossus aufnimmt, die sich zugleich mit der Zunge von dem sublingualen Mundboden abhebt. Wenn auch die Formation, die ihrer Funktion nach wenig verständlich ist, sicher nicht als Scheide für die Zunge bei den untersuchten Batrachiern dient, so dürfen wir sie doch wohl mit der rudimentären Scheide der Lacertiden vergleichen und die Vermutung aussprechen, dass wir bei den Batrachiern eine Bildung in den ersten Anfängen finden, die sich bei den Reptilien in besonderer Weise sehr viel weiter entwickelt hat. Recht auffallend ist die Ähnlichkeit der Wulstbildung von Pelobates mit dem breiten, dicken Wulst, auf dem die Zunge von Phrynosoma cornutum aufliegt. Wenn man mehr Formen auf diese Bildungen hin untersuchen könnte, würde man gewiss allerlei interessante Übergänge finden, und auch die eigenartig gebildete Zunge von Chamaeleo besser verstehen können.

Das Hyobranchialskelett der Amphibien unterscheidet sich sehr beträchtlich von dem der Reptilien. Voll zustimmen kann ich nach meinen Untersuchungen den von Gegenbaur

(98) ausgesprochenen Sätzen: „Der bei den Amphibien aus dem Kiemenskelett entstandene Zungenbeinapparat bewegt seine Zustände bei den Sauropsiden in etwas engeren Grenzen, da von dem gesamten Visceralskelett, wie es bis jetzt den Anschein hat, nur der bleibende Teil zur Anlage gelangt. Das steht damit in Zusammenhang, dass auch nur vorübergehend keine Kiemen mehr auftreten. Die Ontogenese bringt also auch hier nichts, was der Organismus nicht für seinen definitiven Zustand bedarf, und erscheint nicht mit Zeugnissen für dessen Vergangenheit belastet.“ Auf einzelne Punkte der Entwickelung des Visceralskelettes brauche ich hier natürlich nicht mehr einzugehen. In den überhaupt angelegten Bogenstücken zeigt sich bei Lacerta doch ein bei primitiven Verhältnissen beharrender Zustand, der sehr von den komplizierten Umbildungsprozessen des Zungenbeins der Anuren abweicht, und sich entschieden mehr an die definitiven Formen der Urodelen anlehnt. Nur der Processus entoglossus ist eine den Reptilien eigene Bildung, der an die bei Fischen vorhandene Formation erinnert. Dieser Processus sitzt auf dem verbreiterten medianen Stück, an das die zweiten, dritten und vierten Bogen herantreten. Dieses letztere ist sicher, wie auch Gegenbaur meint als Basibranchiale aufzufassen. Ob der Processus entoglossus ein Glossohyale darstellt, das mit der Copula in Konkrescenz begriffen ist, lässt Gegenbaur unentschieden. Die Thatsache, dass in der ganzen Entwickelung die Copula mit dem Processus entoglossus immer eine einheitliche Masse bildet, die niemals eine Gliederung erkennen lässt, und der Umstand, dass nachgewiesenermassen Teile des ursprünglichen Körpers der Copula während des Wachstums zum hinteren Ende des Processus umgewandelt werden, scheint eher gegen jene Annahme zu sprechen. Bei Lacerta ist dieser Processus das einzige Binnenskelett der Zunge, bei Urodelen fanden wir zwei kleine paarige Fortsätze der Copula, Processus hyoideus anterior (Hypohyale) und posterior,

die jedenfalls keine entsprechende Vertretung bei den Lacertiden haben.

Die Beziehung des Hyobranchialskelettes der Lacerten zum Kehlkopf, die ebenfalls erwähnt wurde, ist wie Gegenbaur hervorhebt, eine Neueinrichtung dieser Reptilen. Ob der aborale, niemals Knorpelsubstanz ausbildende Fortsatz der Copula zum Larynx hin, den wir bei Lacerta mehrfach fanden, mit dem Zungenbeinstiel der Urodelen zu vergleichen ist, erscheint zweifelhaft.

Zusammenfassung.

I. Entwickelung der Form der Zunge.

1. Die für die Entwickelung der Zunge in Betracht kommende Gegend des Vorderdarmes weist sechs Paare von Visceralbogen auf, die von teilweise durchgängigen Visceraltaschen oder -Spalten von einander geschieden sind. Der sechste Visceralbogen (die Zählung beginnt an der Mundöffnung) ist aboralwärts nicht durch eine Tasche begrenzt. Die zweiten bis sechsten Bogen sind in der Medianlinie durch eine oral verdickte Leiste vereint, die man als Copula bezeichnen kann. Vor dem oralen Ende dieser Copula liegt die mediane Thyreoideaanlage, also in einem Gebiet zwischen zweitem und erstem Schlundbogen, aber doch nahe am oralen Rande der Gegend des zweiten Bogens.

Vor dieser Thyreoideaanlage liegt zwischen den sich in die Mundhöhle etwas vorwölbenden ersten Schlundbogen ein kleines planes Feld, das weiterhin bei der Entwickelung der Zunge eine wesentliche Rolle spielt.

2. Dieses interbranchiale Feld wird im Laufe der Entwickelung zu einem kleinen Höcker umgestaltet, Tuberculum

impar, das bald einen medianen stärker hervorspringenden Teil erkennen lässt, an den sich jederseits lateral zugespitzte Flügel ansetzen, die sich dann im Niveau der ersten Schlundtasche verlieren.

3. Bald darauf (der Zeitpunkt ist nicht an ein ganz genau bestimmtes Stadium gebunden) verschmilzt der aborale Teil des Tuberculum impar mit dem oralen Rande der Copula und eine median sich oralwärts ausbildende Spitze des Tuberculum schiebt sich in den Spalt, der die beiden ersten Bogen von einander trennt, vor, sodass auch die ersten Bogen durch eine mediane Leiste von einander geschieden sind.

Es erstreckt sich dann also zu einer gewissen Zeit vom oralen Rande des Unterkiefers eine mediane kontinuierliche Leiste bis in die Gegend der sechsten Schlundbogen.

4. Unterdessen hat sich von dem dorsalen Gebiet der ersten Schlundbogen lateral von der eben beschriebenen Leiste je ein rundlicher Teil abgegrenzt, der sich jederseits aboralwärts an den oralen Rand der Flügel des Tuberculum impar anlegt, medial sich immer inniger an die mediane Leiste anschmiegt und sich lateralwärts von den anderen Teilen des ersten Bogens durch eine allmählich sich vertiefende Furche abgrenzt. Diese wulstartigen Erhebungen sind bezeichnet worden als seitliche Zungenwülste.

5. Das eben genannte Gebiet der lateralen Zungenwülste und das des Tuberculum impar zeichnet sich nun weiterhin durch unverhältnismässig starkes Wachstum aus im Vergleich mit dem aboralwärts liegenden eigentlichen Kiemengebiet, das sogar Veränderungen im Sinne einer Reduktion der Zahl und Grösse der einzelnen Bogen durchmacht. (Genaueres i. Text.)

6. Verhältnismässig lange bleiben wohlentwickelt und deutlich die zweiten und dritten Bogen, während die vierten weniger

schnell, die fünften sehr schnell reduziert werden, ja fast vollständig verschwinden. Die sechsten Bogen jedoch nehmen an Grösse zu, um als Arytänoidwülste den Kehlkopfeingang zu begrenzen.

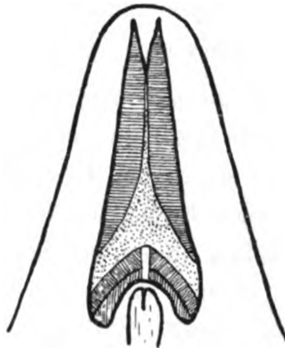
7. Während dieser Neubildungen erleidet die ganze in Betracht kommende Gegend, ungefähr im Gebiet des Tuberculum impar (sicher kann dieses schon nicht mehr begrenzt werden) eine fast rechtwinklige Knickung; der Scheitel des Winkels ist dorsal gerichtet. Diese Knickung gleicht sich aber in den nun folgenden Entwickelungsstadien immer mehr aus, bis später die Zungengegend wieder gestreckt ist, wie beim erwachsenen Tier.

8. Die zuerst noch ziemlich deutliche Abgrenzung der Gegend des Tuberculum impar gegen die seitlichen Zungenwülste und die oralen Partien der zweiten Schlundbogen wird immer undeutlicher. Dagegen wird die Abgrenzung einer medianen Masse, die die eigentliche Zunge liefert, gegen die lateralen Teile der Visceralbogen, die sich zum Mundboden zu planieren beginnen, immer schärfer.

9. Die Reduktion der Gebiete der vierten und fünften Schlundbogen lässt ein oralwärts gerichtetes Höhersteigen des Kehlkopfeinganges (sechste Bogen) zustande kommen. Dieser schiebt sich soweit nach vorn, dass er allmählich in die Region der aboralen Enden der nach hinten stark divergierenden (also nicht mehr frontal wie zuerst verlaufenden) dritten, ja sogar zweiten Bogen zu liegen kommt (cf. Tafelfigur 24).

10. Entsprechend der Breite des vorderen, oralen Teiles der Zungenanlage, die durch die Falten an dem lateralen Rande der seitlichen Zungenwülste gut und scharf abgegrenzt ist, entwickelt sich nun auch jederseits eine Falte, die vom zweiten und vom dritten Bogen die Partien abschneiden, die fernerhin zum Mundboden gehören und zur Zunge verwendet werden (Tafelfigur 22).

11. Sobald dies erfolgt, die seitliche Abgrenzung der Zunge also gegeben ist, ist es unmöglich die einzelnen Visceralbogen selbst weiterhin zu erkennen, da die Taschen, die allmählich schon sehr flach geworden sind, immer mehr verschwinden. Da der Kehlkopfeingang bei der Weiterentwickelung noch immer mehr sich oralwärts vorschiebt, so ist es wahrscheinlich, dass der Platz auf Kosten und durch die Reduktion eines Teiles der dritten Visceralbogen gewonnen wird.



Textfigur 53.

Diese schematische Abbildung soll demonstrieren, wie sich die einzelnen Gebiete der Schlundbogen, die die Zunge bilden, in die Masse der fertigen Zunge teilen. Die Grenzen sind nicht nach bestimmten Gesetzen eingezeichnet, denn die Darstellung im Text hat ja gezeigt, dass die exakte Abgrenzung der einzenen Bogengebiete unmöglich ist; aber ungefähr mögen die Trennungslinien wenigstens mit dem wirklichen Verhalten übereinstimmen. Zur Einzeichnung wurden die Konturen einer erwachsenen Eidechsenzunge bei viermaliger Vergrösserung benutzt. Die horizontal schraffierten Gebiete zeigen den Anteil der seitlichen Zungenwülste an der Bildung der Zunge. Das punktierte Mittelfeld ist das Gebiet des Tuberculum impar. Die schräg schraffierten Teile bezeichnen den in die Zunge einbezogenen zweiten Bogen; die vertikal schraffierten hintersten Abschnitte den Teil des für die Zunge verwerteten dritten Bogens. Der zwischen diesen beiden Teilen frei gelassene kleine Bezirk deutet die Copula dieser beiden Bogen an.

12. Wir sagen demnach: der hintere Teil der Zunge wird sicher von den medianen Teilen der zweiten und von einem Teil der dritten Schlundbogen gebildet. Der bei weitem grössere vordere Teil der Zunge wird unmittelbar angrenzend an die schon erörterten von sämtlichen Abschnitten des Tuberculum impar und von den sich an dessen Umbildungen anschmiegenden seitlichen Zungenwülsten, die als abgegliederte dorsale, also

in die Mundhöhle schauende Teile des ersten Schlundbogens aufzufassen sind, geliefert. Selbstverständlich ist dabei miteinbegriffen das Gebiet der zu den Bogen gehörigen Copula (zweite und dritte Bogen) an deren oralem Ende sich der mediane Teil des Tuberculum impar anlegt, der bis zur Spitze der Zungenanlage reicht. Zur Erläuterung der Zusammensetzung der Zunge aus den verschiedenen Abschnitten der Visceralbogengegend dient die schematische Zungenzeichnung der Textfigur 53, in der die einzelnen Teile des Mundbodens, die sich an der Ausbildung des Organs beteiligen, durch verschiedene Ausfüllung hervorgehoben sind (näheres s. in der Figurenerklärung).

13. Bis jetzt liegt die ganze Anlage platt dem Mundboden auf; die weitere Entwickelung geschieht vor allem dadurch, dass die Zunge über die bisher gegebenen Grenzen hinauswächst. Zunächst wachsen die oralen Enden der beiden seitlichen Zungenwülste über die zwischen ihnen gelegene Copulaleiste hinaus und bilden die beiden Spitzen der fertigen Zunge. In ähnlicher Weise bilden sich die beiden am Zungenrande hinten befindlichen Zacken aus. Zugleich grenzt sich seitlich die Zunge vom Mundboden schärfer ab, indem die schon vorhandenen Furchen am Seitenrande der Zungenanlage tiefer werden, und die lateralen Gebiete der Zunge sich über die ursprüngliche Grenze hinauswölben.

14. Durch das Vorwachsen der Zungenspitzen kommt ein Teil der Copulaleiste an die sich damit zugleich ausbildende freie Unterfläche zu liegen (denn so lange die ganze Zungenanlage platt auf den Mundboden aufliegt, kann man auch nicht von einer unteren Fläche der Zunge reden). Dort bleibt sie als das mehr oder weniger deutliche Frenulum linguae bestehen.

15. Das Freiwerden des vorderen Teiles der sehr in die Länge wachsenden Zunge geschieht jedoch nicht nur durch das Herauswachsen über die Unterlage hinweg, sondern es trennt

auch noch eine horizontal, also annähernd parallel zum Dorsum linguae verlaufende Falte ein zwischen jenen lateralen Falten liegendes Stück des definitiven Mundbodens von der Zunge ab; da wo die Trennung der Zunge vom Mundboden nun nicht weiter erfolgt, hört diese Falte nicht vollständig auf, sondern macht am Seitenrande der Zunge nur seichte Einkerbungen. Wir finden dann also vorn unter dem freien Teil der Zunge ein nach dem Kieferbogen hin zugespitztes Stück, das nach hinten zu sich verbreitert, an dem festgewachsenen Teil der Zunge in ihren Seitenrand übergeht und dort bis nahe an den hinteren Zungenrand, durch eine Falte abgegrenzt, zu verfolgen ist. Wir haben dies Gebilde als eine unvollkommen ausgebildete Scheide der Zunge aufzufassen, das aber beim ganz jungen Tiere und beim Embryo mächtiger entwickelt ist, als beim erwachsenen. Damit ist dann die Form der Zunge ausgebildet.

II. Entwickelung des Skelettsystemes der Zunge.

1. Sobald die Anlage von Knorpeln als verdicktes embryonales Gewebe zu erkennen ist, lässt sich im zweiten, dritten und vierten Visceralbogen je eine Knorpelspange konstatieren, die scheinbar zu derselben Zeit auftreten. Sie vereinen sich alle in der Mediangegend zu einer breiten Platte, mit der sie kontinuierlich zusammenhängen. Von dieser Platte geht ein oralwärts gerichteter langer Fortsatz aus, der als Anlage des Processus entoglossus zu erkennen ist. Aboralwärts geht von dieser Platte, ebenfalls in der Medianlinie gelegen, ein Strang desselben Gewebes zum Aditus laryngis hin. Die Knorpelanlagen der Bogen stehen in frontaler Richtung. Im fünften Bogen sind keine Knorpelanlagen zu erkennen.

2. Die geschilderte Anlage enthält sämtliche Teile des ausgebildeten Visceralskelettes, das nur noch geringe Umwandlungen

durchzumachen hat. Im weiteren Verlauf der Entwickelung ändert sich die Stellung der Knorpelspangen in dem Sinne, dass sie allmählich die frontale Stellung verlassen und in schräger Richtung von hinten lateral nach der mittleren Platte (Copula) hin konvergieren.

3. Die Knorpel der zweiten und dritten Bogen überragen an Längenausdehnung sehr bald beträchtlich die der vierten. Sobald Knorpelgrundsubstanz in diesem Skelett aufgetreten ist, verkleinert sich relativ bedeutend die Copulaplatte, namentlich im oral-aboralen Durchmesser und mit dem oralwärts gerichteten Vorrücken des Kehlkopfeinganges verringert sich immer mehr die Chondroblastemmasse, die sich aboral an die Copula anschloss.

4. Der Knorpel des dritten Schlundbogens zeigt, so wie hyaline Grundsubstanz erkennbar ist, dicht an seinem medialen Ende eine deutliche dauernde Abgliederung von der Copula, die nur bindegewebig mit ihm verbunden ist.

5. Der Processus entoglossus, der ursprünglich durchaus an der dorsalen Seite der Zungenanlage zu finden ist, verändert diese Lage im Laufe der weiteren Ausbildung dahin, dass er nur im hintersten Abschnitt der Zunge annähernd so wie früher liegen bleibt, während der vordere Abschnitt durch den sich in die Mundhöhle vorwölbenden Zungenrücken mehr nach dem ventralen Teil der Zunge hin verdrängt wird (Ursache hiervon sind die sich mächtig dorsalwärts entwickelten Muskeln).

6. Die Verlagerung der ganzen Skelettanlage während des Wachstums der Zunge zeigen am besten die Textfiguren 52a bis d, auf die hier verwiesen werden mag.

III. Entwickelung der Muskeln der Zunge.

1. Die erste Anlage der Muskulatur, die innerhalb der Zungenanlage zu finden ist, besteht aus einem einheitlichen

Strang von Muskelbildungsgewebe, an dessen lateraler Seite der hinzutretende N. hypoglossus liegt. Dieser Strang strahlt nach der Stelle der Zungenanlage zu, wo sich ungefähr das Tuberculum impar befindet, ohne aber die Oberfläche zu erreichen.

2. Bald gliedert sich dieser einheitliche Strang in zwei Abteilungen, eine dorsale, aus der der Hyoglossus wird und eine ventrale, die Material für den Geniohyoideus liefert. Zugleich macht sich ein gestreckterer Verlauf dieser Anlagen bemerkbar (namentlich beim Genioglossus), sodass sie mehr der Oberfläche der Zunge parallel verlaufen.

3. Zwischen dem oralen Ende des Hyoglossus und des Geniohyoideus findet sich dann später die Anlage des Genioglossus, der, vom Geniohyoideus oral und dorsal sich abgliedernd, in der Richtung nach dem Zungenrücken zu auszuwachsen beginnt.

4. Der Geniohyoideus gewinnt Beziehung zur Unterkieferlage (seinem Ansatzpunkt), ebenso wie der Genioglossus, der dort entspringt.

Die Zungenbeinhörner nehmen dann die von ihnen entspringenden Muskelfasern auf und geben so eine feste Grenze für die Musculi geniohyoidei und hyoglossi. Der Genioglossus breitet sich entsprechend seinem späteren Verhalten fächerförmig aus.

6. Der Hyoglossus wird von einer rinnenförmigen, dorsalwärts, offenen cirkulären Scheide von Muskelfasern umgeben, die vom Genioglossus geliefert werden. Ebenso scheint der grösste Teil des M. transversalis linguae von diesem Muskel geliefert zu werden. Mit beiden Muskelarten hängen die ursprünglichen Genioglossusfasern teilweise dauernd zusammen.

Auch für den Processus entoglossus des Zungenbeines wird eine muskulöse Scheide von dem genannten Muskel geliefert. Der Longitudinalis linguae wird von der dorsalen Seite des Hyoglossus abgegliedert.

IV. Nerven der Zunge.

1. Im ersten Schlundbogen liegt der dritte Ast des Trigeminus, der den Ramus lingualis zur Zunge sendet. Im zweiten Bogen der Facialis, der die Chorda tympani zum Trigeminus-Ast schickt. Im dritten Bogen liegt der N. glossopharyngeus, der dicht neben dem N. hypoglossus verläuft und bei Lacerta gesondert in die Zunge tritt.

Der N. hypoglossus liegt zuerst lateral von dem Zungenmuskelstrang, tritt dann aber in die Muskelanlage, von der er umwachsen wird, und folgt dann den sich entwickelnden Muskeln.

V. Drüsen der Zunge.

Auf dem grössten Teil des papillentragenden Abschnittes der Zunge (cf. Fig. 47) zeigen sich während der Entwickelung epitheliale Einsenkungen, die wie Drüsenanlagen aussehen und die Vertiefungen auf der Oberfläche der erwachsenen Zunge erzeugen, die mit secernierenden Zellen ausgekleidet sind. Darin, dass diese Organe bei Lacerta muralis viel weniger kräftig ausgebildet sind als bei manchen anderen Reptilien, glaubte man einen Grund zu finden, sie nicht als Drüsen aufzufassen, die sie ihrer Funktion nach sicher sind (näheres im Text). Die Sublingualdrüsen entwickeln sich als viele einzelne Drüsenabteilungen selbständig nebeneinander, in derselben Anzahl, wie beim ausgebildeten Tier selbständige Ausführungsgänge da sind (über die beiden Arten von Sublingualdrüsen cf. Text).

VI. Wachstum der Zunge.

1. Wann die Zunge als solche sich anlegt, ist schwer zu sagen, da ganz allmählich einzelne Abschnitte durch bestimmte

Differenzierungen des Visceralbogengebietes geliefert werden. Von dem Wachstum der Zunge kann man erst reden, wenn dies Organ im grossen und ganzen fertig umgrenzt ist. Trotzdem machen sich die Anfänge der später deutlich in die Augen tretenden Wachstumserscheinungen schon früh kenntlich.

2. Während ursprünglich die ganze in Betracht kommende Gegend annähernd in einer Ebene liegt, zeigt sich später, wenn die wichtigsten Teile der Zunge schon erkennbar sind, eine Knickung ungefähr in dem Gebiete des Tuberculum impar, so dass dort ein oral von ihm gelegener Teil der Zunge mit den aboral von ihm liegenden in einen Winkel, der etwas grösser als ein Rechter ist, zusammenstossen.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Biegung durch den so mächtig sich vergrössernden vorderen Teil der Zunge veranlasst ist; ob diese Gestaltung aber auch noch phylogenetische Bedeutung hat, lassen wir dahingestellt.

3. Durch das enorm starke Wachsen des oralen Gebietes der Zunge, das namentlich die Derivate des Tuberculum impar und der seitlichen Zungenwülste betrifft, wird zugleich die ganze Zunge in oraler Richtung verschoben, wie das am deutlichsten sich in der Betrachtung der Textfiguren 52a bis d zeigt, die jede weitere Besprechung überflüssig machen.

VII. Vergleichung der Reptilienzunge mit der Zunge niederer Vertebraten.

1. Bei der Vergleichung der Lacertazunge mit der Urodelen- und Amphibienzunge hat sich ergeben, dass die Reptilienzunge ein sehr viel weiter entwickeltes Organ ist als die jener niederen Species und dass auch in dieser Hinsicht beide Klassen eine fast unausfüllbare Kluft trennt.

2. Bei den Amphibien besteht die Zunge im wesentlichen aus dem vorderen Abschnitt der Copulagegend der primitiven (fischzungenähnlichen) Zunge der Larven, der sich ein ursprünglich getrennt liegendes Gebiet angegliedert hat, das zwischen Copula und Unterkiefer liegt und das dann den Hauptteil der definitiven Zunge bildet.

Auch bei Lacerta wird der vordere Teil der Copula und der vor ihr bis zum Unterkieferbogen reichende Abschnitt des Mundbodens (Tuberculum impar) zur Zunge verwendet. Dazu kommt aber auch ein medialer Abschnitt des zweiten, ein kleinerer des dritten und die so überaus mächtigen seitlichen Zungenwülste, die Abgliederungen des ersten Visceralbogens sind. Letzterer Umstand bedingt dann, das ein neuer Nerv zur Zunge hinzutritt, der den Amphibien fehlt, der Ast des Trigeminus.

3. Die bei einigen Anuren beschriebene sublinguale Wulstbildung konnte hinsichtlich der Endigung von Fasern des M. hyoglossus mit der „Scheidenbildung" bei Reptilienzungen verglichen werden.

Weitere Einzelheiten der Vergleichung der Muskeln, Drüsen und Knorpel der Zunge sind in dem der Vergleichung gewidmeten Kapitel nachzusehen, das noch eine beträchtliche Erweiterung nach Kenntnis der höheren Tierklassen erfahren wird.

Göttingen, 6. November 1900.

Erklärung der Tafelfiguren.

Figur 1. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Unterkiefers und der primitiven Zunge (p. Z.) einer Larve von Salamandra maculata (ca. 50 mm lang). Zwischen dem vorderen Rande der primitiven Zunge und dem hinteren Rande des Unterkiefers liegt das drüsentragende Feld, das ungefähr vierseitige Gestalt hat. Die vordere lange Seite liegt durch eine Falte abgegrenzt dem Unterkiefer an. Die hintere lange Seite an dem abgestutzten vorderen Ende der primitiven Zunge; die beiden kurzen Seitenflächen liegen ebenfalls dem Unterkiefer an, sind von ihm jedoch durch zwei ziemlich tiefe Falten getrennt. Nicht bei allen Tieren sind diese Falten so deutlich ausgeprägt. Die beiden Pfeile deuten die Stelle an, in der ein Querschnitt gemacht wurde, der in der Textfigur 3 wiedergegeben ist. Vergröss. ca. 15fach.

Figur 2. Zeichnung des Mundbodens einer Salamanderlarve mit primitiver Zunge; die schwarzumzogene Stelle giebt die Ausdehnung des Drüsenfeldes am Mundboden an. Vergröss. ca. 4fach.

Figur 3. Zeichnung der fertigen Zunge mit dem Mundboden und Unterkiefer einer erwachsenen Salamandra maculosa. An der Zunge sind in der Mitte die ungeordneten Papillen, am Rande deutlich die Papillenreihen zu sehen. Am hinteren Rande ist ein Stück (a) von einer schwarzen Linie umzogen, das ungefähr die Gegend der kryptentragenden Schleimhaut angiebt, die ehemals dem Gebiet der primitiven Zunge angehörte. Hinter der Zunge der Kehlkopfeingang. Vergröss. 4fach.

Figur 4. Rekonstruktion eines Hyobranchialskelettes mit Unterkieferbogen einer Larve von Salamandra maculata von 29 mm Länge (Rek. bei 30facher Vergrösserung, Zeichnung in 15facher Vergrösserung). Die punktierte Linie hinter dem Unterkieferbogen giebt den vorderen Grenzkontur der primitiven Zunge an. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. St. = Zungenbeinstiel. K = Kehlkopfknorpel. Sonstige Erklärung im Text.

Die schraffierten Stellen bedeuten Schnittflächen.

Figur 5. Dasselbe Skelett wie in Figur 1 von der ventralen Fläche aus gesehen.

Figur 6. Hyobranchialskelett einer Larve von Salamandra maculata von 50 mm Länge. Die Rekonstruktion wurde in 25facher Vergrösserung ausgeführt, die Zeichnung giebt davon die halbe Grösse. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. Bei a ein accessorisches Knorpelstückchen: Hypobranchiale des fünften Visceralbogens (dritten Kiemenbogens). Näheres im Text. Die schraffierten Stellen bezeichnen Schnittflächen.

Figur 7. Bildet eine Ergänzung der Textfiguren. Rekonstruktion des oralen Endes des Hyobranchialskelettes einer fast fertigen Tritonlarve, von der ventralen Seite und etwas von oben (oral) her gesehen. Cop = Copula (Basibranchiale), an die sich unten die Hypobranchialia III und IV anlegen (III. IV). Lateral von ihnen die mächtig verbreiterten Keratohyalia (Hy), die an ihrer Spitze durch einen bindegewebigen Zug (B. g.) mit dem Hypohyale (Hyp) vereinigt sind, das noch mit der Copula verbunden ist. Dieses Hypohyale hat hier bei der Tritonlarve ungefähr die Lage wie beim ausgewachsenen Salamander. Bei Triton geht es im Laufe der weiteren Entwickelung fast vollkommen zu Grunde, nur ein ganz kleines isoliertes Knorpelstück ist später an seiner Stelle. Aboralwärts von diesen Hypohyalia entspringen die neu aufgetretenen Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) mit einer ventralen Wurzel von der Copula und einer dorsalen, die durch ein median liegendes unpaares Knorpelstückchen verbunden sind (a). Zwischen der so gebildeten dorsalen Spange und der Copula bleibt hier ein Loch, durch das man in der Abbildung hindurchsieht.

Beim ausgebildeten Tiere sind die an beiden Seiten von a befindlichen Grenzlinien nicht mehr zu sehen, die beiden Processus hyoidei sind durch eine kontinuierliche Knorpelspange in Zusammenhang.

Figur 8. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium I). In 80facher Vergrösserung wurde die Rekonstruktion angefertigt; die Zeichnung giebt das Modell bei 40facher Vergrösserung wieder. Am mächtigsten sind die ersten Schlundbogen entwickelt, auf die dann die zweiten bis fünften folgen, während links nur vier getroffen sind. Die Bogen sind von 1—5 bezeichnet. Hinter dem ersten Bogenpaare liegt in der Mittellinie die mit Thyr. bezeichnete mediane Thyreoideaanlage. Nach hinten von ihr kommt das mesobranchiale Feld, das, aboralwärts breiter werdend, die Bogen in der Mitte voneinander trennt. Es ist etwas in die Rachenhöhle vorgewölbt. Die hinteren Bogen konvergieren stärker als die vorderen und sind hier am Boden der Mundhöhle kürzer.

Figur 9. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens mit Unterkiefer von einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium III). Die sich in der Mittellinie mit ihren Wülsten berührenden Unterkieferbogen sind mit 1 bezeichnet. Hinter ihnen liegt die primitive Zunge des Tieres, die durch eine Furche von jenen Bogen abgegrenzt ist. Sie nimmt den ganzen Raum zwischen den Unterkiefern ein. Ihre Spitze ist leicht eingekerbt. Die mediane Thy-

reoideaanlage ist nicht mehr zu sehen, da sie von der Spitze der primitiven Zunge bedeckt wird. Vergrösserung 40fach.

Figur 10. Rekonstruktion des Mundboden einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium IV). Vergrösserung des Modells 80; der Zeichnung 40. Man blickt von oben (dorsal auf den Boden des vorderen Abschnittes der Mundhöhle, rechts und links sind die Schnittflächen weiss gelassen, die hier so schmal sind, da nur das Epithel rekonstruiert wurde. Vorn bezeichnen die beiden Unterkieferwülste (UK) die Mundöffnung. Von diesen gelangt man dann nach hinten zu einem allmählich breiter werdenden Felde, an dessen Rande zahlreiche Papillen rechts und links sitzen. Nun verbreitert sich die ganze Mundhöhlengegend nach hinten sehr stark und auf ihr befindet sich eine Erhebung — die Zungenanlage. Die orale Spitze dieser Anlage ist bezeichnet durch zwei dicht neben einander stehende Zotten. Von hier aus lässt sich der Rand dieser Erhebung im Mundboden nach beiden Seiten in einem nach aussen konvexen Bogen aboralwärts verfolgen. Am hinteren Teile dieses Randes sitzen mehrere Papillen. Hinter den vorher erwähnten Zotten liegen auf der mittleren Erhebung des Mundbodens zwei Wülste, die in der Medianlinie durch eine seichte Furche von einander getrennt sind. Diese Wülste sind durch die dicht unter dem Epithel liegende Knorpelmassen der Hyalia erzeugt.

Figur 11. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium IV). Vergrösserung der Rekonstruktion 50fach, der Abbildung 25fach; angefertigt von Dr. Märtens. Die Ansicht ist von der dorsalen Seite her. Die Hyalia sind durch die Pars reuniens geschieden, in die sich die Copula von hinten her hineinschiebt. Diese Copula (B) ist in der Rekonstruktion in dieser Ansicht nicht so deutlich abzugrenzen, wie hier an der Zeichnung, wo die Konturen durch eine schwarze Linie angegeben sind, die nach der Betrachtung des Präparates von der ventralen Seite her eingezeichnet ist. In der vorderen Incisur des Hyalia, zwischen ihren Processus anteriores (p. a.) liegt die Copula A als dreiseitiges, ziemlich grosses Knorpelstückchen. Die Branchialknorpel, die durch die Plana branchialia (p. br.) zusammenhängen, sind mit den Zahlen 3—6 bezeichnet.

Figur 12. Rekonstruktion eines vorderen, die primitive Zunge enthaltenden Mundbodenabschnittes einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium VIII). Wieder ist nur das Epithel rekonstruiert, dessen Schnittflächen weiss gelassen sind. Vergrösserung des Modells 1 : 50 der Abbildung 1 : 25. Von dem vorderen Teil des Mundhöhleneinganges ist ein Stück abgeschnitten, sodass also nur der zungenwärts gelegene Abschnitt dieser rüsselartigen Bildung dargestellt ist. Zwischen ihr und der oralen stumpfen Spitze der primitiven Zunge liegt ein leicht gewölbtes Mundbodengebiet, das später mit zur Ausbildung der definitiven Zunge verwendet wird. Die primitive Zunge besitzt nahe ihrer vorderen Spitze Papillen, von denen zwei denen der vorigen Stadien entsprechen. Die beiden Wülste, die den hinteren paarigen Teil der primitiven Zunge bilden, sind durch eine Rinne voneinander getrennt. Eine eben deut-

lich querverlaufende Niveaudifferenz kennzeichnet die Stelle, wo sich nun die aborale Begrenzung der Zunge auszubilden beginnt. (*)

Figur 13. Rekonstruktion des vorderen Teiles der Hyalia von derselben Larve von Alytes obstetricans, von der die in Tafelfigur 12 abgebildeten Rekonstruktion stammt, (Stadium VIII) von der dorsalen Seite her gesehen. In der Incisur zwischen den Processus anteriores (p. a.) liegt die Copula a, die hier auf der Höhe ihrer Ausbildung ist (cop. a). An ihrem aboralen Rande ist deutlich eine seichte Einkerbung bemerkbar, die in eine mediane Rinne nach vorn zu verläuft. Die Copula b, deren Konturen durch die schwarze Linie angegeben sind, erstreckt sich bis zum oralen Rande der Pars reuniens der Hyalia. Die Schnittfläche ist durch Punkte markiert. Vergrösserung der Rekonstruktion ist 1 : 50, die Abbildung ist ein Viertel so gross.

Figur 14. Stadium IX Alytes obstetricans. Rekonstruktion der primitiven Zunge und der zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gegend. Die Schnittflächen sind wieder weiss gelassen. Die primitive Zunge besitzt noch immer die beiden bekannten Zotten. Sie liegen jetzt nicht so dicht am vorderen, oralen Rande der Zungenanlage, weil das Modell etwas von vorn gesehen gezeichnet ist, und weil auch der vordere Abhang in der That weniger steil nach dem Unterkiefer zu abfällt. Seitlich und hinten ist die primitive Zunge deutlich durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Oral von der primitiven Zunge liegt ein breiter, den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmender Wulst, der zwei mediale Höcker zeigt, die durch eine seichte Furche voneinander geschieden werden. In diese Höcker strahlen die aboralen Enden der Anlagen des Musculus genioglossus ein. Fast das ganze Gebiet des Wulstes vor der primitiven Zunge wird für die Vervollständigung dieser zur definitiven Zunge verwendet.

Figur 15. Rekonstruktion des Mundhöhlenbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium I.) bei 100facher Vergrösserung, gezeichnet bei 50facher Vergrösserung. Der weiss gelassene Rand der Abbildung kennzeichnet die Schnittfläche, durch die der dorsale Teil der betreffenden Gegend entfernt ist, um einen möglichst freien Überblick auf die im Text beschriebenen Teile zu gewähren. 1. 2. 3. bezeichnen die erkennbaren, durch Taschen abgegrenzten Visceralbogenpaare. Die dritte Tasche ist nur eben angedeutet. Zwischen den ersten beiden Paaren liegt die mediane Rinne, die oralwärts durch eine kleine quergestellte Membran begrenzt ist. Zwischen den dritten Paaren liegt der dicke, rundliche Herzwulst.

Figur 16. Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium II). Vergrösserung wie vorher. 1 2 3 4 bezeichnen wieder die Visceralbogenpaare. Der schwarze Punkt in der Medianlinie hinter den ersten Bogenpaaren bezeichnet die mediane unpaare Anlage der Glandula thyreoidea. Hinter ihr liegt ein kleines Feld, das die erste Andeutung einer Copula zwischen den zweiten Bogenpaaren ist. Hinter diesem liegt die tiefe mediane Rinne, die den grössten Teil der zweiten und die dritten Bogen trennt. Nach unten setzt sie sich in das hier als runde Öffnung sichtbare Darmrohr fort. Die vierte Schlundtasche grenzt jetzt aboral die vierten Schlundbogen ab.

Figur 17. Kiemengegend von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium VI). Vergrösserung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichnen wieder die Schlundbogen. Hinter den schon recht kräftig entwickelten ersten Bogen liegt das plane Feld, hinter dem die mediane Thyreoideaanlage durch einen kleinen Punkt bezeichnet ist. Die Copula ragt als mächtiger Wulst rundlich hervor, von ihr grenzen sich etwas die zweiten Bogen ab, zu ihr heran treten aber die dritten; hinter der Copula beginnt die mediane Leiste (Herzleiste), die in der Tiefe einer flachen Rinne liegt, die gegen die medialen Enden der vierten und fünften Bogen durch eine diese Bogen dort verbindende Leiste abgegrenzt ist. Nach unten hin verliert sich die Rinne und die mediane Leiste in dem Darmrohr, dessen dorsale Wand hier auch entfernt ist.

Figur 18. Kiemengegend von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium VII). Vergrösserung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichen die Schlundbogenpaare. An den ersten Bogen sind deutlich erkennbar die beiden medialen Wülste, die sich von diesen Bogen abzugliedern beginnen, die weiter hin als seitliche Zungenwülste von grosser Bedeutung sind. Aus dem planen medianen Feld ist nun das deutlich vorspringende Tuberculum impar geworden, das sich oral an die ersten Bogen, aboral an die Copula anlegt; dort liegt die durch einen Punkt bezeichnete mediane Thyreoideaanlage. Die zweiten Bogen stehen mehr der frontalen Ebene genähert als in Figur 17; die Copula zwischen ihnen und den folgenden dritten Bogen ist sehr schmal geworden; sie ist gegen die zweiten Bogen durch eine deutlicher gewordene Rinne abgesetzt.

Figur 19. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium IX). Vergrösserung wie vorher. Die ersten Schlundbogen zeigen in dieser Ansicht keine mediane Spalte mehr. In diese ist vielmehr die vordere Spitze des sehr stark vergrösserten Tuberculum impar hineingewachsen, an die sich die seitlichen Zungenwülste, die sich, wie die Figur 18 zeigt, von den Unterkieferbogen abgegliedert haben, breit angelegt haben. Die seitliche Verbreiterung des Tuberculum nach den ersten Schlundtaschen hin ist zu erkennen. Aboralwärts legt sich die hintere Spitze des Tuberculum an die mediane Copula, die als etwas nach hinten verbreiterte Leiste bis zum Gebiet der vierten Schlundbogen hin zu verfolgen ist. Die zweiten und ein Teil der dritten Bogen sind von der Kopulargegend durch eine vertiefte Furche abgegrenzt und sind ihrerseits medial durch eine deutliche Leiste verbunden. Die vierten Bogen verhalten sich ähnlich wie in der vorigen Figur, die fünften Bogen sind sehr klein und schon deutlich in der Rückbildung begriffen. Die sechsten Bogen beginnen die charakteristische Gestalt der Arytänoidwülste anzunehmen. Die dorsale Wand des Darmrohres ist, wie die Schnittfläche zeigt, entfernt worden; die tiefe Rinne am untersten Ende der Zeichnung stellt den zukünftigen Aditus laryngis dar.

Figur 20. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium X). Vergrössernng wie vorher. Oben an der Abbildung springt stark die mediane Leiste hervor, die als vorgewachsenes Ende der Spitze des Tuberculum impar zu deuten ist. Diese Leiste verschmälert sich nach unten etwas, dort wo sie im Gebiet des eigentlichen Hauptteiles

(„Körpers") des Tuberculum gelegen ist. Weiter nach unten wird sie wieder etwas breiter, wieder schmäler und endet unten zwischen den sechsten Schlundbogen. An den vordersten Teil der medianen Leiste haben sich breit die seitlichen Zungenwülste angelegt, die aboralwärts an die später immer undeutlicher abzugrenzenden, aber hier doch noch erkennbaren seitlichen Fortsätze des Tuberculum impar angrenzen. Die zweiten, dritten und vierten Schlundbogen sind an ihren medialen Enden durch je eine gemeinsame flache Leiste verbunden. An diese Leiste reichen die fünften Bogen nicht vollständig heran. Sie sind seit dem Stadium VI (Tafelfigur 17) nicht weitergewachsen, also relativ kleiner geworden. Die stark sich vorwölbenden sechsten Bogen (Arytänoidwülste) verengen das Darmlumen schlitzförmig, dessen ganze Form hier an dieser Stelle zu übersehen ist, da die dorsale Wand nicht ganz entfernt ist.

Figur 21. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI), in der Ansicht von dorsal und hinten. Das vorderste Ende des Unterkiefers ist nicht zu erkennen, es ist ventral hier so stark umgebogen, dass es bei dieser Ansicht durch die hinter ihm gelegenen Bildungen verdickt wird. Die oberste Spitze der Zeichnung stellt also nicht das vorderste Ende der ganzen Gegend dar, sondern vielmehr den Punkt, der am stärksten in die Rachenhöhle hineinragt. Von dem breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste, die eine sehr starke Vergrösserung erfahren haben, durch eine an dieser Stelle sehr tiefe Furche abgegrenzt. Zwischen ihnen liegt die dicke Leiste, die von dem Tuberculum impar vorgewachsen war. Diese Leiste ist, wenn auch nicht so deutlich, wie in Figur 20 durch das ganze aborale Gebiet bis zum Aditus laryngis hin zu verfolgen. Das dreieckige Feld, das vom Hauptteil des Tuberculum impar herrührt, ist am vorderen Rande des zweiten Bogenpaares zu erkennen. Die Grenze zwischen ihm und diesen Bogen ist undeutlicher geworden, ebenso wie die Grenze der medialen Teile der zweiten und dritten Bogen gegen die mediane Leiste. Die Leiste, die die medialen Teile der vorher aufgezählten Bogen auf jeder Seite verbindet, ist noch zu erkennen. Die Längsachsen der zweiten und dritten Bogen konvergieren jetzt nach vorn. Die vierten Bogen sind sehr kurz, die fünften Bogen sind so klein geworden, dass sie in dieser Zeichnung gar nicht mehr zu erkennen sind. Die sechsten Bogen, die Arytänoidwülste, haben sich so in der Mittellinie genähert, dass sie sich vollkommen berühren und den nun schon ganz deutlichen Aditus laryngis begrenzen. Die dorsale Wand des von dem Kehlkopfeingang getrennten Darmrohres ist fortgenommen worden. Vergrösserung wie vorher.

Figur 22. Rekonstruktion des Mundbodens und der angrenzenden Gegenden eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII). Vergrösserung wie vorher. Die Ansicht ist so gewählt, dass man von oben gerade auf die Spitze der Winkels heraufsieht, den diese ganze Gegend ungefähr in der Mitte der hier deutlich sichtbaren Zungenanlage bildet. Von diesem Punkte fällt also die Zunge nach vorn zum Munde zu und nach hinten zum Kehlkopf zu stark ab. Die Ränder der ersten Bogen (Unterkiefer) vereinen sich nach vorn zu in

einer abgestumpften Spitze. Die mediane Einkerbung zwischen diesen Unterkieferbogen ist in dieser Ansicht nicht zu sehen. Auf diesen Bogen liegt das vorn zugespitzte vorderste Ende der Zungenanlage auf. Dies besteht hier aus der deutlich hervorragenden medianen Leiste (dem vorderen Ende des Tuberculum impar) und den daran gelagerten seitlichen Zungenwülsten, deren vordere Verschmälerung die Spitze der Zungenanlage bedingt. Diese ganze Bildung ist von dem übrigen Gebiet der Unterkieferbogen durch eine deutliche Furche abgegrenzt; nur die mediane Leiste geht vorn allmählich in den mittleren Abschnitt der Unterkieferbogen über. Aboralwärts von dem Knick kommen wir in das Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar, an das sich die nun deutlich mundwärs konvergierenden zweiten Schlundbogen angelegt haben. Die mediane Leiste ist auch hier zu erkennen, die Abgrenzung des Tuberculum ist jedoch schon schwierig geworden. Die dritten und vierten Bogen sind kurz und nur durch seichte Furchen von einander getrennt. Sie sind ebenso wie ein Teil der zweiten Bogen an ihren medialen Enden zu einem breiteren mittleren Gebiet verschmolzen, das teilweise gewiss zur Zungenanlage gehört, zumal es von den lateralen Resten dieser Bogen durch eine schräg von hinten nach aussen verlaufende Furche abgegrenzt ist, deren Verlängerung nach vorn in die seitlichen Rinnen übergehen würde, die dort die Zungenanlage markieren (namentlich auf der linken Seite der Zeichnung ist diese hintere Falte gut zu erkennen und mit a bezeichnet). Die fünften Bogen sind nicht mehr vorhanden; die Arytänoidwülste sind zu mächtigen rundlichen Bildungen umgewandelt, die die schlitzförmige Eingangsöffnung des Kehlkopfes zwischen sich fassen. Ausserdem ist an diesen Abkömmlingen der sechsten Schlundbogen deutlich wahrzunehmen, dass sie wieder ein beträchtliches Stück oralwärts vorgewandert sind. Hinter dem Kehlkopf müsste das Darmrohr liegen, das hier aber durch epitheliale Verklebung vollkommen verschlossen ist; die schraffierte Stelle, bezeichnet die unregelmässig gestaltete Verwachsungsfläche. Im ersten, zweiten und dritten Bogen sind in der weissgelassenen Schnittfläche die Knorpel als schraffierte Querschnitte angegeben.

Figur 23. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von Lacerta muralis (Stadium XII). Die beiden stark konvergierenden Unterkiefer-Knorpel (1) sind stark verkürzt gezeichnet, die hinteren Enden springen also vor. Zwischen sie ragt der Processus entoglossus der Copula vor. Der stark verdickte Teil der Copula setzt sich nach hinten bis an die Wand des Larynx (L) als bindegewebiger Strang (punktiert) fort. An die vierseitige Platte der Copula lagern sich die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen (2. 3. 4.). Die Bogen 1—3 sind hinten abgeschnitten. Vergrösserung des Modelles 1 : 100, der Zeichnung 1 : 50.

Figur 24. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis. (St. XIV.) Vergrösserung wie bisher. Von dem stark schnabelförmig vorragenden Unterkiefer ist nur die obere Fläche in der Rekonstruktion wiedergegeben. Die Zunge ist nun in ihren Hauptformen recht gut erkennbar; sie ist auch recht gut vom Unterkiefer selber abgegrenzt. Vorn sieht man an ihr zwei abgestumpfte Spitzen, die als vordere nun frei gewordene Enden der seitlichen

Zungenwülste aufzufassen sind. Das zwischen und unter ihnen liegende Frenulum ist natürlich in dieser Ansicht nicht zu erkennen. An der Zunge kann man auch jetzt ein Dorsum, seitliche Flächen und die hintere laryngeale Fläche unterscheiden. Auf dem Dorsum liegt noch recht gut ausgebildet die mediane Leiste und zu beiden Seiten von ihr zwei mächtige Wülste, die in der Hauptsache von den Musculi hyoglossi und ihren Scheiden verursacht werden. Die mediane Leiste reicht nicht ganz nach vorn, aber bis zum Kehlkopf nach hinten. Eine irgendwie deutliche Grenze zwischen dem Hauptgebiet des Tuberculum impar und den angrenzenden Gebieten der zweiten Schlundbogen ist in der Zeichnung nicht zu erblicken. Bei der Betrachtung des Modells selbst wird sie etwas deutlicher (cf. Text). Am laryngealen Abhang der Zunge sieht man ausser der medianen Leiste, in der der Processus entoglossus liegt, wie Querschnitte ergeben, noch zwei Leisten, die mediale Leiste und die Randleiste. Diese letztere läuft in die hintere laterale Ecke der Zunge aus. Der Kehlkopf ist als rundliche Vorwölbung hinter der Zunge mitsamt dem rundlichen Aditus laryngis wohl zu erkennen. Zwischen ihm und der Copulaleiste der Zunge liegt ein rundliches Höckerchen, das einer rudimentaren Epiglottis gleicht, von dem lateralwärts und nach hinten je eine stark ausgeprägte schmale Falte verläuft. (Näheres im Text.) Am Mundboden lateral von der hinteren Ecke der Zunge liegen zwei mit I und II bezeichnete Furchen, hinter denen je ein kleiner schräg von hinten aussen zur Zungenecke verlaufender Wulst liegt. Möglicherweise sind diese Wülste die Reste der zweiten und dritten Schlundbogen und die Furchen dann die entsprechenden Taschen.

Figur 25. Rekonstruktion des Mundbodens und des Unterkiefers von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIV). Das Modell wurde bei 60facher Vergrösserung angefertigt und bei der Zeichnung um die Hälfte verkleinert; für die Reproduktion wurde das Bild noch um ein Drittel verkleinert, sodass diese also 20fache Vergrösserung des embryonalen Gebietes zeigt, was bei der Vergleichung mit den vorhergehenden wohl zu beachten ist. Der Unterkiefer ist in eine schlanke vorn etwas wulstige Spitze ausgezogen, an ihm sind Teile der Zahnleiste markiert. Die Zunge hat schon ganz ähnliche Formen, wie die des erwachsenen Tieres. An ihrem vorderen Ende sind die beiden für diese Klasse charakteristischen Spitzen zu sehen, die durch weiteres, freies Vorwachsen der seitlichen Zungenwülste entstanden sind. Die mediane Leiste ist im vorderen Teile der Zunge verschwunden, an ihrer Stelle ist eine mediane Rinne zu sehen, die dadurch entstanden ist, dass die beiden am Dorsum schon im vorigen Stadium bemerkbaren rundlichen Stränge, die von dem Musculi hyoglossi erzeugt waren, sich nun im vorderen grösseren Teil an einandergelegt haben und den Processus entoglossus, der im wesentlichen zu dieser Zeit die Leiste veranlasste, verdrängt haben, sodass er hier an ihrer ventralen Seite liegt. Nur im hinteren Teil ist diese Verdrängung nicht erfolgt und dort ist daher auch die Leiste noch zu erkennen. Am Larynx beginnen von den lateralen Teilen der Zunge die hinteren seitlichen Spitzen herauszuwachsen, die den Kehlkopf zu umfassen anfangen. Von Abgrenzungen der Zunge und

des Mundbodens in Gebiete, die bestimmten Schlundbogen angehören, ist nichts zu finden. Hinter dem Kehlkopf ist der Darm angegeben, an dem noch stellenweise Verklebungen des Lumen zu beobachten sind.

Figur 26. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes mit Unterkiefer von Lacerta muralis (Stadium XIV). U = Unterkiefer, P. e. = Processus entoglossus, von dem die hier ganz weiss gelassene, verdichtetes Bindegewebe enthaltende Platte abgeht, die zur Larynxwand hinzieht. Die Stelle des Urspunges der Platte ist ungefähr in der Mitte des Fortsatzes. An der vierseitigen Platte der Copula setzen die drei Visceralknorpel 2, 3, 4 an. Vergrösserung der Rekonstruktion 1 : 60 der Zeichnung 1 : 30.

Figur 27. Rekonstruktion des Unterkiefers mit Zunge und Kehlkopf von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV). Das Modell wurde bei 50facher Vergrösserung angefertigt, bei dem Zeichnen auf die Hälfte verkleinert. Die Ansicht ist von der rechten Seite und von dorsal her gewählt worden, um zugleich auch die Unterseite der Zunge wenigstens teilweise zu zeigen. Aus demselben Grunde ist der freie Teil der Zunge mit den beiden Zipfeln in die Höhe gebogen. Rechts ist am Unterkiefer in der Gegend der Sublingualdrüsen ein Teil der Schleimhaut entfernt worden, um möglichst freien Einblick zu haben. Die Schnittfläche (a) ist fast ganz weiss gelassen. Die Zunge hat die Form wie beim erwachsenen Tiere. An ihrem oralen und laryngealen Teile ist die im Text beschriebene Rinne angedeutet. Zwischen den beiden hinteren Zipfeln liegt der Kehlkopf, der nur teilweise dargestellt ist; der Aditus ist eben noch angeschnitten. Auch in der hinteren Abteilung der Zunge ist nichts mehr von der medianen Leiste zu sehen. Die Abbildung dient hauptsächlich, die Scheide der Zunge, so weit sie bei Lacerta znr Entwickelung gelangt, zu demonstrieren. Zunächst sehen wir unter dem freien Teil der Zunge das mediane, nach vorn keilförmig zugespitzte, unpaare Gebiet, das während der Entwickelung von dem für die Zunge und für das unter ihr liegende Gebiet des Mundbodens gemeinsamen Bezirk abgeteilt wurde. Zungenwärts verbreitert sich diese Bildung und geht in den festgewachsenen Teil des Zungenkörpers über, von dem es aber immer noch durch die hier recht gut sichtbare Furche abgegrenzt wird. Nur im hintersten Teil der Zunge ist diese Abgrenzung nicht vorhanden. Für weitere Einzelheiten muss auf den Text und die Textfiguren 47, 50, 51 verwiesen werden. Die schwarze Linie auf dem Unterkiefer ist die Zahnleiste.

Figur 28. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Anguis fragilis. Die Rekonstruktion ist bei 60facher Vergrösserung angefertigt und bei 30facher Vergrösserung gezeichnet. Das Stadium entspricht ungefähr dem Stadium VIII bis IX von Lacerta muralis. An dem sehr breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste schon von dem übrigen Teil des Bogens abgegrenzt. Das Tuberculum impar ragt als starker rundlicher Buckel in die Mundhöhle vor und hat bereits die vordere Spitze zwischen die beiden seitlichen Zungenwülste vorgeschoben, die sich ihrerseits auch schon an die lateralen Flügel des Tuberculum angelegt haben. Die hintere mediane Spitze des Tuberculum hat sich bereits an die

Copula der zweiten Visceralbogen angelegt. Diese zweiten Bogen, die durch eine ziemlich flache erste Schlundtasche vorn begrenzt sind, sind durch die von Lacerta her bekannte mediale Furche, von der Copula abgetrennt. Die zweiten Schlundtaschen sind schmal und durchgängig. Die dritten Bogen sind ebenso wie die zweiten frontal gestellt und deutlich breiter als diese. Auch sie sind durch eine, allerdings seichtere Furche von der Copula getrennt, die sich bis zwischen die vierten Bogenpaare erstreckt, wo sie mit einer rundlichen Anschwellung aufzuhöhren scheint. Die vierten Bogen sind sehr schmal, ebenfalls frontal gestellt und viel kürzer als die anderen. Die fünften Bogen sind nur andeutungsweise am Präparat, in der Zeichnung nicht zu erkennen. Dagegen ragen die sechsten Bogen als starke Arytänoidwülste sehr hervor, sind beinahe sagittal gestellt und verengen das hier schwarz gezeichnete Darmlumen schlitzförmig. Die hintere Wand des Darmrohres ist nicht vollständig entfernt. 1, 2, 3, 4, 6 bezeichnen die Visceralbogenpaare.

Inhaltsverzeichnis.

Aus dem anatomischen Institut zu Halle.
Direktor: Prof. Dr. Roux.

ZUR ANATOMIE DER UMWALLTEN ZUNGENPAPILLEN DES MENSCHEN.

VON

KARL ZIELER,

FRÜHEREM ASSISTENTEN DES INSTITUTS, JETZIGEM ASSISTENTEN AM PATHOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT GÖTTINGEN.

Mit 2 Figuren auf Tafel XLIX.

Gelegentlich der Untersuchung einer menschlichen umwallten Zungenpapille waren mir einige anatomische Beziehungen aufgefallen, für die ich entweder keine genaueren Angaben in der Litteratur fand oder wenigstens nur solche, die mir mit meinen Befunden nicht ganz übereinzustimmen schienen und mich veranlassten, eine grössere Anzahl solcher Papillen aus verschiedenen Lebensaltern in Serien zu untersuchen. Verwendet habe ich von dem Material, das mir zur Verfügung stand, die Zungen eines Neugeborenen, eines 1 ½ jährigen Kindes, eines 11jährigen Knaben, eines 40jährigen Hingerichteten und die zweier Erwachsener, über die ich nähere Altersangaben nicht habe erhalten können. Untersucht wurden von jeder Zunge stets wenigstens zwei, in der Regel aber vier einzelne Papillen.

Da die Untersuchungen, wie erwähnt, ausschliesslich an menschlichem Material angestellt wurden, so waren die Objekte natürlich zum Teil schon verändert; es zeigt sich jedoch, dass die geringen kadaverösen Veränderungen für die mich interessierenden Punkte wenig oder gar nicht in Frage kamen.

Zunächst lag es mir daran, die Verteilung der im Stroma der umwallten Papillen vorkommenden Ganglienzellen genauer festzulegen, über die sich die ausführlichste frühere Angabe im dritten Bande des Handbuchs der Gewebelehre von Koelliker[1])

[1]) Koelliker. A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 3. Bd. v. Victor von Ebner. 1899.

in einer sich zum Teil auf eine Arbeit Schaffers[1]) gründenden Anmerkung findet und folgendermassen lautet:

„In der Gegend der umwallten und blätterigen Papillen finden sich Ganglienzellen regelmässig. Beim Schwein reichen sie bis weit in die umwallten Papillen hinein, beim Menschen bleiben sie in der Regel auf die Basis beschränkt, können aber ausnahmsweise ebenfalls bis in die Mitte der Papille emporreichen. Vereinzelte Ganglienzellen finden sich noch bis nahe an das Epithel heran, ferner auch im Bindegewebe des Walles."

Anatomisch ist nun freilich die „Basis der Papille" kein eindeutiger Begriff, ebensowenig wie man meiner Ansicht nach das Stroma der umwallten Papillen nach unten hin genau begrenzen kann. Die Mehrzahl der Untersucher scheint, was ja auch, von rein praktischen Gesichtspunkten betrachtet, am erklärlichsten ist, als untere Grenze den Grund des Wallgrabens aufzufassen, der zwar eine sehr verschiedene Tiefe hat, oft auf einer Seite doppelt so tief ist wie auf der anderen, ja sogar streckenweise völlig fehlen kann (Schaffer[1]), aber wenigstens als Notbehelf gelten mag. Aus der Arbeit Schaffers, der nach Oppel[2]) „auch die im Stroma der Zungenpapillen (P. vallatae) beim Menschen bisher vermissten Ganglienzellen nachwies", geht das mit Bestimmtheit nicht hervor. In der Abbildung 4, auf die er im Text sich ausdrücklich bezieht, sieht man ziemlich tief unter dem Wallgraben, ausser einer einzelnen einen Haufen von acht Ganglienzellen, der mir einer Art Ganglion zu entsprechen scheint. In einer anderen, an der betreffenden Stelle nicht erwähnten Abbildung (5) sind drei einzelne Ganglienzellen im

1) Schaffer, J., Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge, V. Mundhöhle, Schlundkopf, VI. Oesophagus, VII. Cardia, in Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 106. Abt. III. 1897.

2) Oppel, A., Verdauungsapparat in Ergebnisse d. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgeg. von Merkel u. Bonnet. Bd. VII, 1897.

Stroma der eigentlichen Papille zu erkennen. Vielleicht soll es statt Fig. 4 im Text Fig. 5 heissen, denn hier findet sich tatsächlich das beim Menschen bis dahin noch nicht beschriebene Vorkommen einzelner Ganglienzellen im Stroma der Papille, während Fig. 4 Verhältnisse zeigt, wie sie ähnlich schon von Schwalbe[1]) beschrieben und noch vor ihm von Szabadföldy[2]) auch abgebildet worden sind. Diese Gegend unter den umwallten Papillen, die wohl auch Schaffer, ebenso wie von Ebner[3]) nicht zum Stroma derselben rechnet, in der aber von besonderen Geweben nur nervöse Elemente und Eiweissdrüsen gefunden werden, während die seitlich viel weiter nach der Oberfläche zwischen die Drüsenläppchen reichende Muskulatur hin völlig fehlt, wäre vielleicht besser den Papillen zuzuzählen und zwar von den noch genauer zu behandelnden Ganglien ab. Von diesen Ganglien aus, die von Remak[4]) und Koelliker[5]) zuerst genauer beschrieben und abgebildet worden sind, verlaufen die ganglienzellenhaltigen Glossopharyngeuszweige unter allmählicher weiterer Auffaserung gegen das Epithel der Papille hin, ohne dass sich eine Änderung in der Beschaffenheit des Stromas feststellen lässt. Selbst wenn Läppchen seröser Drüsen hier eingelagert sind, durch die dann die Nervenbündel sich hindurchwinden (zum Teil wohl auch hier enden), so würde das nichts beweisen, da ja auch oberhalb der durch die Tiefe des Wallgrabens gebildeten Ebene solche Drüsen zuweilen vorkommen (Schwalbe[1]) und ihren Ausführungsgang teils nach unten in

---

1) Schwalbe, A., Über die Geschmacksorgane der Säugetiere und des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.

2) Freyfeld-Szabadföldy, Dr. Michael, Beiträge zur Histologie der Zungenschleimhaut. Virchows Archiv Bd. 38. 1867.

3) von Ebner s. A. Koelliker l. c.

4) Remak, R., Über die Ganglien der Zunge bei Säugetieren und beim Menschen. Archiv f. Anat., Physiol. und wiss. Med., herausgeg. v. J. Müller. 1852.

5) Koelliker, A., Mikroskopische Anatomie. 1852.

den Wall (Schaffer[1]), teils nach der Oberfläche der Papille senden können (Schwalbe). Da aber dann das untere Ende ebenso wie die seitlichen Begrenzungen naturgemäss etwas sehr Schwankendes wären, die ganz von der Entwickelung der Nervenstränge und ihrem Reichtum an Ganglienzellen abhingen, so erscheint es mir ebenfalls praktischer, die Abgrenzung durch den Grund des Wallgrabens eintreten zu lassen, zumal bis hierher über den seitlichen Abschluss ein Zweifel nicht entstehen kann.

Von älteren Untersuchern machen Szabadföldy[2]) und Schwalbe[3]) die genauesten Angaben über das Verhältnis der Ganglienzellen zu den umwallten Papillen.

Szabadföldy will oberhalb der Muskulatur zwei Geflechte mit eingelagerten Ganglienzellen, ähnlich denen des Dünndarms unterscheiden und giebt an, dass die einzelnen Ganglien selten aus mehr als drei bis acht Zellen beständen. Er scheint sogar beim Menschen (?) einzelne Ganglienzellen im Stroma der Papillen gesehen zu haben.

Schwalbe, der die ausserordentliche Zunahme der Fasern der Glossopharyngeusverzweigungen auf mit den eingelagerten Ganglienzellen in Verbindung stehende marklose Fasern zurückführt, will in den umwallten Papillen des Menschen nie Ganglienzellen haben feststellen können. Die günstigsten Verhältnisse habe er beim Schaf gefunden, wo die Anzahl der kleinen bis zu acht Zellen enthaltenden Ganglien um so mehr zunähme, je mehr man sich der Peripherie nähere. Die Schilderung, die er von den Ganglienzellen der Schafzunge giebt, trifft im wesentlichen auch für die des Menschen zu. Sie sind verhältnismässig klein, meist von elliptischer oder auch kugeliger Gestalt, in den Ganglien oft durch Druck mehr oder weniger stark gegeneinander abgeplattet, feinkörnig, gelb pigmentiert, mit kugelrundem,

1) Schaffer, J., l. c.
2) Szabadföldy, l. c.
3) Schwalbe, A., l. c.

grossem Kern und grossem meist in der Einzahl vorhandenem Kernkörperchen. Zellen mit zwei Kernen, deren gelegentliches Vorkommen im Sympathicus des Menschen bekannt ist (S. Mayer[1]), habe ich einige Male gesehen. Die Pigmentierung der Zellen ist übrigens meist so gering, dass sie an gefärbten Präparaten nur bei Karminfärbung festzustellen ist, ebenso wie die feinkörnige Beschaffenheit des Zellleibes, der bei Färbung mit Hämateïngemischen gleichmässig homogen und leicht bläulich getönt erscheint. Diese Zellen sind also denen der Gangliennerven (Sympathicus etc.) an die Seite zu stellen, was von Lenhossék[2]) für die Ganglienzellen der Kaninchenzunge (Pap. foliata) auch nachgewiesen hat. Jede Zelle besitzt ebenso eine kernhaltige Hülle, die an denen der Ganglien, meist aber auch an den anderen mit Sicherheit zu erkennen ist.

Da die beiden oben genannten Forscher über die Beziehungen der Ganglien und Ganglienzellen zu den einzelnen Papillen ziemlich allgemein gehaltene Angaben machen und auch der dritte Band des grossen Oppelschen[3]) Werkes, der erst nach der Vollendung dieser Arbeit mir zu Gesicht kam, keine genaueren Angaben, als die erwähnten, enthält, so ist es vielleicht nicht überflüssig, das, was sich mir bei der Untersuchung zahlreicher Serien als die Regel ergab, kurz zu erwähnen.

Gewöhnlich findet man unter einer jeden umwallten Papille, bisweilen vielleicht etwas seitlich gelegen, einen stärkeren Ast des Glossopharyngeus, der je nach der Schnittrichtung (ob annähernde Frontal- oder Sagittalebene) mehr längs oder mehr quer getroffen ist. Jeder Papille entspricht ein stärkerer Ast,

1) Mayer, S., in Strickers Handbuch der Gewebelehre Bd. II. 1872.

2) von Lenhossék, Die Geschmacksknospen etc. Verhandl. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg. N. F., Bd. 27, 1893.

3) Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Dritter Teil. Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. Jena 1900.

der sich allerdings in einigen Fällen schon sehr tief, fast ausschliesslich aber erst über der Muskulatur teilt. An der unteren Seite, bei sehr steilem Aufsteigen des Nerven auch direkt seitlich, findet sich regelmässig eine als Ganglion zu bezeichnende Anhäufung von Ganglienzellen (Abb. 1), in die der Nerv oder, was das bei weitem häufigere ist, nur ein Teil desselben eintritt, während ein anderer daran vorbeizieht, ein Verhalten, das Remak[1]) als hemiganglióse Anordnung bezeichnet hat. Die Zahl der in einem solchen Ganglion auf einem Schnitt getroffenen Zellen schwankt zwischen 2—3 und 21. Bei den meisten Papillen betrug die Maximalzahl in einem Schnitt 14—20, unter 8 sank sie nie. Die Länge der Ganglien betrug quer zur Schnittebene $^1/_{10}$—$^1/_4$ mm. Zuweilen, wenn auch ziemlich selten (in 10—15 $^0/_0$ meiner Fälle), fehlt dieses grosse typische Ganglion unter einzelnen Papillen; der Stamm des Nerven teilt sich dann direkt in seine Endäste.

Nach dem Durchtritt durch das Ganglion vereinigen sich die jetzt, wie oben erwähnt, an Faserzahl entschieden vermehrten Nervenzüge mit den vorbeiziehenden und bilden an der Basis der Papille ein ausgedehntes lockeres Geflecht mit eingelagerten Ganglienzellen, von dem aus nun die einzelnen Nervenbündel in die Papillen emporsteigen. Es entspricht das der von Schwalbe[2]) für die Zunge des Schafes gegebenen Darstellung. Häufiger sieht man den Hauptnerven, wenn nach dem Durchtritt durch das Ganglion überhaupt eine völlige Wiedervereinigung stattgefunden hat, sich in mehrere Äste (bis zu neun sah ich auf einem Schnitt getroffen) teilen, die sich bald weiter verzweigen und in denen allen man ebenso wie in dem Geflecht eingelagerte Ganglienzellen erkennen kann; in dem einen Fall zwar häufiger als in dem anderen, doch oft sehr zahlreich.

1) Remak, R., l. c.
2) Schwalbe, A., l. c.

Jedenfalls gelang es mir in sämtlichen untersuchten Fällen Ganglienzellen im Stroma der Papillen mit Sicherheit nachzuweisen. Sind sie in grösserer Zahl vorhanden, so sieht man sie auch in Reihen angeordnet, die den Nervenbündeln folgen (Abb. 1 u. 2). Je näher man dem Oberflächenepithel kommt, um so seltener werden sie und um so mehr gewinnt man den Eindruck, als lägen sie völlig isoliert im Stroma (Abb. 2).

Nicht selten biegen einzelne Nervenzüge vom Hauptstamm oder von Ganglion zum Wall hin ab. Gewöhnlich jedoch wird der Wall von besonderen Zweigen, in die ebenfalls regelmässig Ganglienzellen eingelagert sind (Abb. 1), versorgt. Auch an ihnen werden meist typische Ganglien mit bis zu zehn Zellen in einem Schnitt gefunden. Im Stroma des Walles, den Nervenbündeln folgend, sieht man ganz regelmässig und näher an das Oberflächenepithel heran als in der Papille Ganglienzellen. Sie sind so zahlreich, dass ich in manchen Serien besonders in der dorsalen Hälfte des Walles fast ausnahmslos in jedem Schnitt 1—5 Ganglienzellen nachweisen konnte. Um ein nur gelegentliches Vorkommen kann es sich hier also nicht handeln. Im Bindegewebe des Walles sind sie sogar meist weit häufiger zu finden als im Stroma der Papille, wo ich sie in einigen Serien nur in $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ der Schnitte gesehen habe, dann allerdings oft 3—5 in einem Schnitt. So zahlreiche Ganglienzellen wie in Abb. 2 sind nicht gerade ein häufiges Vorkommnis, dagegen lagen in Schnitten derselben Serie wie auch in denen anderer einzelne Zellen dem Oberflächenepithel noch näher. Ebenso wie in den feineren kommen auch in den gröberen Glossopharyngeusästen ausser den Ganglien einzelne und in Reihen gestellte Ganglienzellen teils am Rande (vergl. Koellikers Handbuch Bd. III, Abb. 858) teils im Innern vor.

An einer Papilla clavata mit einigen Geschmacksknospen, der einzigen, die zufällig geschnitten wurde, weil sie dicht neben einer umwallten Papille lag, konnte die beschriebene Anordnung

eines Hemiganglion mit büschelförmig sich ausbreitenden ganglienzellenhaltigen Nervenbündeln ebenfalls festgestellt werden, ein Verhalten, das zum Teil schon von Szabadföldy[1]) genauer beschrieben worden ist.

Ob die Zahl der im Stroma der Papillen oder überhaupt in den Ganglien und den aufsteigenden Nervenverzweigungen enthaltenen Ganglienzellen mit der Zahl der Geschmacksknospen in irgend einen Zusammenhang zu bringen ist, wage ich nicht zu entscheiden. In einer Zunge, deren umwallte Papillen auffallend viel Ganglienzellen im Stroma erkennen liessen, waren auch die Geschmacksknospen sehr zahlreich, jedoch halte ich eine auch nur annähernde zahlenmässige Feststellung für ausgeschlossen. Auffallend war es mir in diesem wie in einigen anderen Fällen, dass die Hauptmasse der Ganglienzellen im Verlauf von feineren Nervenästen auftrat, bei denen sich eine Beziehung zu den Geschmacksknospen mit Sicherheit ausschliessen liess.

Auf eine anscheinend gelegentliche Beobachtung Schaffers[2]) muss ich der daran geknüpften Schlussfolgerungen wegen noch etwas näher eingehen. Schaffer weist darauf hin, dass die an der Oberfläche umwallter Papillen bisweilen sich findenden Dellen nur zum Teil Ausführungsgänge in der Papille gelegener Eiweissdrüsen seien, zum anderen Teile aber „solide Epithelzapfen, welche oft bis an die Basis der Papille reichen, ohne mit Drüsengängen in Verbindung zu treten". Er beschreibt sodann an einer äusserlich normalen umwallten Papille eines achtjährigen Knaben einen derartigen Epithelzapfen, der an seiner Oberfläche unregelmässige Fortsätze in das umgebende Stroma

1) Szabadföldy, l. c.
2) Schaffer, l. c.

habe erkennen lassen, die teilweise als isolierte Zellnester im Stroma lagen, und fährt dann fort:

„Betrachtet man die Querschnitte der grösseren Zellzapfen, so zeigen die oberflächlichen kubischen oder cylindrischen Zellen eine radiäre Anordnung; die centralen Zellen erscheinen in ihrem Zusammenhang gelockert und lassen lang ausgezogene Zellbrücken erkennen. In einzelnen Zapfendurchschnitten bildet das Centrum eine grosse protoplasmareiche Zelle . . ., in anderen Fällen ist es zur Bildung typischer konzentrischer Körper gekommen. Eine Lage oberflächlicher, stark abgeplatteter Zellen umschliesst mehrere central gelegene, geblähte, durchsichtige Zellen. Letztere zeigen oft ganz dieselben Degenerationserscheinungen wie in den konzentrischen Körpern des Thymus. Das Stroma zwischen den Zapfen und Strängen ist in eine Art Gallertgewebe umgewandelt. So bietet diese Papille das Bild einer reichen atypischen Epitheldurchwucherung."

An diese eingehende Beschreibung, die ich auch für den einen Teil meiner Befunde als im wesentlichen gültig bezeichnen kann, knüpft Schaffer mit Beziehung auf die Ribbertschen Anschauungen über die Entstehung der Geschwülste die Vermutung, dass es sich hier vielleicht um eines der selten beobachteten Anfangsstadien einer epithelialen Neubildung handle. Diese Annahme ist meines Erachtens nicht hinreichend begründet. Schaffer weist selbst darauf hin, dass das Vorkommen von Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der umwallten Papillen beim Menschen bemerkenswert sei, und ich bin der Überzeugung, dass jene „atypische Epitheldurchwucherung" eine der häufigsten Unregelmässigkeiten ist.

Papillen mit einem einigermassen regelmässigen Bau des Epithels findet man nur bei Neugeborenen oder ganz jungen Kindern. Aber selbst hier habe ich an einzelnen umwallten Papillen tiefer reichende Epithelmassen gesehen, die zwar nur kleine und unbedeutende Verzweigungen erkennen liessen,

neben denen oder an deren unterem Ende sich aber typische konzentrisch geschichtete Epithelperlen fanden. In einer Papille sah ich sogar eine derartige Perle frei im Stroma liegen, ohne dass sich an irgend einer Seite ein Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel hätte feststellen lassen Einen verhältnismässig einfachen Bau zeigten auch die umwallten Papillen eines 1 $^{1}/_{2}$-jährigen Kindes; doch finden sich hier ebenfalls einige unregelmässige tiefer gehende Epithelzapfen mit Schichtungskugeln.

Ähnliche Zapfen gehen nicht selten vom Rande der Papille (der Ecke im Schnitt) aus. Es senkt sich dann in der Regel genau an der Umbiegungsstelle der Oberfläche in den Wallgraben zwischen zwei sekundären Papillen ein grösserer Fortsatz des Epithels schräg ins Stroma hinein, spaltet sich in einige dünne Stränge, die z. T. anschwellen und auf Durchschnitten den Eindruck von Schichtungskugeln machen. Sie verzweigen sich nach allen Richtungen und erfüllen das Stroma oft bis unter den Wallgraben in regellos angeordneten anscheinend völlig isolierten Strängen und konzentrischen Körpern, die häufig noch ganz in der Tiefe vorkommen. Derartige Bilder sieht man schon ziemlich ausgeprägt in den von einem elfjährigen Knaben stammenden Papillen. Bei der einen finden sich in einer Hälfte nacheinander zwei in ihren Ästen nach allen Richtungen fast wie die sogenannten Schlangen einer Rakete durcheinanderfahrende Stränge, in der anderen Hälfte eine seröse Drüse, deren Ausführungsgang in das untere Drittel des Grabens von obenher mündet. In der zweiten Papille liegen die Verhältnisse zwar einfacher, doch sieht man hier als Abschluss eines kleinen Epithelzapfens nach unten zwei grössere Schichtungskugeln, deren eine ganz isoliert tief im Stroma liegt. Bedeutend verwickelter erwies sich der Bau des Epithels der dritten Papille. Hier erstreckten sich gleichzeitig zwei ausserordentlich reich verzweigte Zapfen in das Gewebe hinein und zwar je einer von

den gegenüberliegenden Rändern her beginnend, deren letzte Ausläufer direkt über den Drüsen noch unter dem Grunde des Wallgrabens zu bemerken waren, während von der Mitte der Oberfläche aus ein zunächst kegelförmiger Zapfen sich in die Tiefe verfolgen liess, der dann als annähernd gleichmässig schmaler und gerader Strang etwa vom Aussehen eines flach getroffenen Drüsenausführungsganges zwischen den aufsteigenden Nervenbündeln bis zur selben Tiefe sich fortsetzte. An Schichtungskugeln erinnernde Gebilde waren in dieser Papille nur in geringer Ausbildung, aber z. T. gerade an den tiefsten Stellen vorhanden. In manchen Schnitten war das Stroma fast vollkommen erfüllt von einzelnen regellos durcheinander verlaufenden Epithelsträngen.

Gleiche Verhältnisse zeigten die Papillen eines vierzigjährigen Hingerichteten. Vom Oberflächenepithel gingen in der einen drei dicht nebeneinanderliegende Zapfen mit wenigen Sprossen aus, die etwa bis zur halben Höhe der Papille hinabreichten. Sie waren nur durch sehr wenig Stroma voneinander getrennt, und ebenso dicht an sie angelagert fanden sich einige grössere und kleinere Epithelperlen; ein Bild, das jedem beginnenden Cancroide würde entsprechen können. Daneben fanden sich ausgedehnte von beiden Seiten her sich verzweigende Epithelstränge. Drei weitere umwallte Papillen glichen in ihrem Bau der erwähnten. Von zwei anderen Erwachsenen habe ich noch je zwei nebeneinander liegende umwallte Papillen untersucht und in einer einen mässig verzweigten, tiefgehenden, hohlen Epithelzapfen bemerkt, in dessen Nähe Epithelperlen lagen und in den an der einen mehr regelmässigen Seite der Ausführungsgang einer kleinen intrapapillären Eiweissdrüse mündete. In der Höhlung des Zapfens konnten, wie Schaffer[1]) in einem ähnlichen Falle schon beschrieben hat, im geschichteten Pflaster-

[1]) Schaffer, l. c.

epithel Geschmacksknospen nachgewiesen werden. In derselben Papille war jederseits noch eine an der Oberfläche mündende seröse Drüse vorhanden. In dem zweiten Falle sah ich mehrfache an der Oberfläche mündende von Ebnersche Drüsen im Stroma, in deren Ausführungsgänge ebenfalls z. T. Geschmacksknospen eingelagert waren, dagegen fanden sich nur einzelne verzweigte Epithelzapfen von geringer Ausbildung.

Man kann auf derselben Seite einer umwallten Papille nacheinander mehrere vom Oberflächenepithel ausgehende verzweigte Stränge sehen, während zwischen ihnen und auf sie folgend der Bau des Epithels ein durchaus regelmässiger ist. Falls man nicht vollständige Serien untersucht, können derartige Bildungen, besonders wenn sie nicht sehr ausgedehnt sind, natürlich leicht übersehen werden.

Ich glaube daher, nicht zu viel zu behaupten, wenn ich jene in äusserst wechselnder Form und Ausbildung auftretenden atypischen Epitheldurchwucherungen als eine ziemlich regelmässige Erscheinung bezeichne. Jedenfalls bin ich der Meinung, dass man aus derartigen Befunden auf eine beginnende Neubildung nicht schliessen kann.

Dass Abschnürungen von Epithel vorkommen, glaube ich ebenso wie Schaffer[1]) mit Sicherheit gefunden zu haben; jedoch bin ich der Ansicht, dass an den einzelnen weitverzweigten Epithelsträngen wohl fast immer ein Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel der Papille sich feststellen lässt. Meines Erachtens muss man allerdings zwei Gruppen atypisch erscheinender Epithelzapfen unterscheiden, deren erster auch der von Schaffer beschriebene Fall zuzurechnen sein würde, sowie überhaupt jene Bildungen, die oft sicher ein ähnliches Aussehen zeigen wie vom Oberflächenepithel ausgehende und in die Tiefe wuchernde Neubildungen. Fast stets nahmen sie von den

1) Schaffer, l. c.

mittleren Teilen der Papillenoberfläche ihren Ausgang entsprechend der oben angeführten Schilderung und konnten, wenn auch in sehr wechselnder Entwickelung, in allen darauf untersuchten Zungen nachgewiesen werden. Zu der anderen Gruppe würden fast ausschliesslich die von den Seitenkanten der Papillen ausgehenden verzweigten Stränge gehören, in deren Nähe ich nur selten und dann meist nur an den unteren Enden die bei der ersten Gruppe reichlich auftretenden Epithelkugeln gesehen habe. Diese Stränge bestehen in der Regel aus fast gleichmässig starken verzweigten Epithelzügen, die unverkennbar eine mit der wenig ausgebildeter tubulöser Drüsen vergleichbare Anordnung zeigen. Trotzdem die Epithelreihen niemals scharf gegen das Stroma der Papille abgegrenzt sind, auch nie eine Höhlung erkennen lassen, und ihre einzelnen Zellen durchaus keine Ähnlichkeit mit Drüsenepithelien zeigen, während die Drüsen der Zunge stets sehr deutlich durch eine Membrana propria von dem umgebenden Gewebe getrennt sind, so legt doch die ganze Anordnung der Stränge den Gedanken nahe, dass es sich um drüsenähnliche Gebilde, vielleicht um unentwickelte, auf einer bestimmten Stufe stehen gebliebene Drüsenanlagen handeln könnte. Für diese Annahme würde einmal sprechen, dass auch die serösen Drüsen der Zunge aus ursprünglich soliden, an den Enden kolbig anschwellenden Epithelsträngen entstehen, die erst durch Atrophie der central gelegenen Zellen ein Lumen erhalten (Hermann[1]) für die Zunge des Kaninchens, von Gråberg[2]) für die umwallten Papillen des Menschen bestätigt), dann, dass dort wo intrapapilläre Eiweissdrüsen vorkommen, jene Epithelverzweigungen fehlen. Dagegen könnte man anführen, dass solche Zapfen fast ausnahmslos an den Seiten-

---

1) Hermann, Beitrag z. Entwickelungsgesch. d. Geschmacksorgans beim Kaninchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24.

2) Gråberg, Beiträge zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. Morpholog. Arbeiten Bd. 8. 1898.

kanten der umwallten Papillen ihren Ausgangspunkt vom Oberflächenepithel nehmen, während in der Papille gelegene seröse Drüsen, wenigstens in meinen Serien und soweit ich in der Litteratur gesehen habe, niemals an dieser Stelle münden, sondern stets weiter central an der Oberfläche. Das würde jedoch kaum ein wesentlicher Unterschied sein. Als unentwickelt gebliebene embryonale Anlagen sind jene Bildungen wohl nicht anzusehen, da bei Neugeborenen die Entwickelung der serösen Drüsen noch eine sehr geringe ist, ausserdem hier und bei einem 1½jährigen Kinde derartige verzweigte Epithelstränge völlig fehlten. Erst mit der weiteren Ausbildung der Eiweissdrüsen scheinen auch sich verzweigende Zapfen aufzutreten. Übergänge irgend welcher Art zwischen ihnen und echten Drüsen zu finden ist mir nirgends gelungen. Ebensowenig vermag ich über die Art ihrer Entwickelung, die vielleicht der seröser Drüsen entspricht, Aufschluss zu geben. Auch glaube ich nicht, dass es für die zeitliche Feststellung ihres Auftretens genügt, umwallte Papillen aus allen Lebensaltern daraufhin zu untersuchen, da ihre Ausbildung auch bei annähernd gleichem Alter eine sehr verschiedene sein kann, während sie bei einem Unterschied von vielen Jahren vielleicht kaum Abweichungen zeigt. Eine an reichlichem (auch tierischem) Material durchgeführte vergleichende Untersuchung könnte darüber möglicherweise Aufschluss geben. Meine Serien scheinen mir jedenfalls für eine bestimmte Deutung nicht zu genügen.

Während des Druckes der Arbeit hatte ich Gelegenheit, die Zunge eines Hingerichteten von etwa 35 Jahren zu untersuchen. In die Augen fallend war hier die Kleinheit und die mangelhafte Ausbildung der umwallten Papillen, die in ihrem Bau denen von ganz jungen Kindern glichen. Wenigstens zeigen die des untersuchten 1½jährigen Kindes zum Teil schon eine weiter fortgeschrittene Entwickelung. Auf den Abhängen der Papille fanden sich nur vereinzelte Geschmacksknospen; die

serösen Drüsen waren verhältnismässig wenig ausgebildet und fehlten auf der einen Seite auf grösseren Strecken fast völlig. Ganglienzellen konnte ich, wenn auch nicht besonders zahlreich, im Stroma der Papille ohne Schwierigkeit nachweisen. Dagegen fanden sich nur wenige sich drüsenartig verzweigende und bis zur Tiefe des Wallgrabens reichende, solide Epithelzapfen, bei denen es aber noch an keiner Stelle zur Bildung von konzentrischen Körpern gekommen war. Die oben näher beschriebenen Befunde würden also auch in diesem Falle wieder ihre Bestätigung finden.

Zum Schluss möchte ich noch einige mehr gelegentliche Beobachtungen mitteilen.

Dass sämtliche Ausführungsgänge der serösen Drüsen in der Gegend der umwallten Papillen in deren Gräben oder ausnahmsweise an deren Oberfläche in einer Grube münden (von Ebner[1])], kann ich nicht als alleinige Regel gelten lassen. Fast stets, wenn ein ausgesprochener Nebenwallgraben oder auch nur dem Graben parallele Furchen auf kürzere Strecken bestanden, konnten einzelne in sie mündende Eiweissdrüsen nachgewiesen werden und zwar gewöhnlich an mehreren Papillen derselben Zunge. Eine solche Furche, die an ihren beiden Enden mit dem Wallgraben sich vereinigte, hier mit ihm einen Winkel von 30° bildete und an diesen Stellen äusserlich nur eine einzige Einsenkung erkennen liess, zeigte dazwischen einen jederseits abgesetzten deutlichen Wall, der auf beiden Abhängen Geschmacksknospen trug, die auch sonst im Nebenwall auf der der Papille näherliegenden Seite zuweilen vorkommen. Einmal mündete auf eine längere Strecke keine einzige seröse Drüse in

[1]) von Ebner, in Koellikers Handbuch 1899, l. c. Ausserdem in seiner grundlegenden Arbeit über „die acinösen Drüsen der Zunge". Graz 1873.

den Wallgraben, sondern nur in den Nebenwallgraben. Das Epithel der Papille ging hier in gleicher Breite in das des Walles über, und es fanden sich an der Umschlagsstelle, also der tiefsten des Grabens, zwischen Papille und Wall Geschmacksknospen.

Das von Schaffer[1]) zuerst genauer beschriebene seltene Vorkommen einzelner kleiner, zu serösen Drüsen gehöriger Drüsenläppchen von gemischtem Charakter, in welchen neben Eiweisszellen auch Schleimzellen sich finden, habe ich in zwei Zungen mehrfach beobachtet.

Ein annähernd umgekehrtes Verhältnis, das meines Wissens bisher überhaupt noch nicht beschrieben worden ist, sah ich ein einziges Mal an der Zunge eines 1½jährigen Kindes. Hier waren zwei nebeneinanderliegende Papillen von je einem konzentrischem Nebenwall umgeben, und in der Mitte zwischen diesen mündete an der Oberfläche eine dicht unter dem Epithel liegende nur aus wenigen Läppchen bestehende Schleimdrüse, mit deren Ausführungsgang sich der einer kleinen serösen Drüse vereinigte. Es können also Eiweissdrüsen sogar an der freien Zungenoberfläche münden. Ein ähnliches Verhalten habe ich sonst noch einmal feststellen können, doch mündete hier die seröse Drüse in eine flache Furche in der Nähe des Wallgrabens. Die Ranviersche Annahme, der Oppel[2]) sich nicht anschliessen zu können erklärt, es gäbe in der Zunge auch seröse Drüsen, welche nicht zu den Geschmackspapillen münden, findet also durch die obigen Befunde eine Bestätigung. In den gemeinsamen Ausführungsgang waren Geschmacksknospen nicht eingelagert, die auch im Nebenwallgraben, falls dort von Ebnersche Drüsen mündeten, nur in zwei von drei Zungen nachgewiesen werden konnten.

1) Schaffer, l. c.
2) citiert nach A. Oppel, Lehrbuch u. s. w. Bd. III.

Ob demnach der Graben der umwallten Papillen mit Gmelin[1]) und dem ihm anscheinend beistimmenden Schaffer[2]) als aus der Verschmelzung einzelner mit Sinnesepithelien ausgestatteter Ausführungsgänge seröser Drüsen entstanden aufzufassen, der Wallgraben also dementsprechend als das Sekundäre anzusehen ist, erscheint mir zweifelhaft, sowohl wegen des oben beschriebenen wohlausgebildeten Wallgrabens, in den auf eine längere Strecke keine einzige Eiweissdrüse mündete und der sonst hier wohl hätte fehlen können, als auch wegen des nicht allzu seltenen Vorkommens solcher Ausführungsgänge an ganz anderen Stellen. Ganz abgesehen davon, dass nach den Untersuchungen von Hermann[3]) und Gråberg[4]) die Entstehung der serösen Drüsen abhängig ist von den Epitheleinsenkungen des Wallgrabens und nicht umgekehrt dieser aus den Drüsenausführungsgängen entsteht.

Der ausführlichen Beschreibung, die Schaffer vom Epithel und den Beziehungen der Drüsenausführungsgänge giebt, ist nichts hinzuzufügen. Nur darf ich vielleicht erwähnen, dass die dort angegebene Höchstzahl vier der die Wand des Walles übereinander durchbohrenden Ausführungsgänge in einem meiner Fälle sogar die Zahl fünf erreichte.

Zusammenfassung.

1. Das von Schaffer als ein gelegentliches beschriebene Vorkommen von Ganglienzellen im Stroma der umwallten Papillen des Menschen ist ein regelmässiger Befund.

---

1) Gmelin, Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Archiv für mikr. Anat. Bd. 40. 1892.

2) Schaffer, l. c.

3) Hermann, l. c.

4) Gråberg, l. c.

2. Fast unter jeder umwallten Papille liegt ein zu ihr gehöriges Remaksches Hemiganglion. Die durchtretenden Fasern vereinigen sich mit den vorbeiziehenden wieder und bilden entweder an der Basis der Papille ein lockeres Geflecht, von dem aus die einzelnen Nervenäste gegen das Oberflächenepithel hin ausstrahlen oder der Nervenstamm teilt sich nach dem Durchtritt durch das Ganglion direkt in zahlreiche büschelförmig gegen die Peripherie hin verlaufende Stränge. Das Geflecht sowie die feineren Verzweigungen enthalten bis unter das Oberflächenepithel eingelagerte Ganglienzellen.

3. Ganglien und Ganglienzellen finden sich regelmässig auch an den Nerven und im Bindegewebe des Walles.

4. Weitverzweigte atypische Epitheldurchwucherungen mit Bildung von tiefreichenden Zapfen und z. T. abgeschnürten Epithelperlen (konzentrischen Körpern) sind in den umwallten Papillen des Menschen durchaus nichts Ungewöhnliches. Für einen Teil dieser Bildungen ist vielleicht an eine Entstehung aus nicht zur Entwickelung gekommenen Drüsenanlagen zu denken.

5. Die Ausführungsgänge der in der Gegend der umwallten Papillen vorhandenen serösen Drüsen können ausser in den Wallgraben und an der Oberfläche der Papillen auch in den Nebenwallgraben und an der freien Zungenoberfläche münden.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch eine der seitlichen umwallten Zungenpapillen eines vierzigjährigen Hingerichteten. Gezeichnet mit Hilfe der Edingerschen mikrophotographischen Camera (Leitz Obj. 3). Einzelheiten wurden mit Hartnack Ok. 2, Obj. 4 bezw. 5 eingezeichnet.

Ausgeführt sind nur die nervösen Elemente und die Drüsen. Das Übrige ist in Umrissen angegeben. R. o. fehlt im Schnitt ein Teil des Epithels. In der Tiefe, direkt auf der (nicht eingezeichneten) Muskulatur liegt der Hauptnerv der Papille (n) mit seinem Ganglion (g), dessen Äste (ng) zum Teil zwischen den Drüsen hindurch in die Papille aufsteigen und eingelagerte Ganglienzellen erkennen lassen. In der Papille selbst finden sich ein centraler (e_1) und zwei seitliche (e_2 und e_3) verzweigte Epithelstränge mit konzentrischen Körpern (cc).

a Arterie.
cc_1 und cc_2 konzentrische Körper vom centralen Epithelzapfen (e_1) ausgehend.
cc_3 konzentrischer Körper vom seitlichen Epithelzapfen (e_3) ausgehend.
d seröse Drüsen.
da deren Ausführungsgänge.
E Oberflächenepithel der Papille und des Walles.
e_1 centraler Epithelzapfen.
e_2 seitlicher Epithelzapfen, der auf anderen Schnitten r. o. Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel zeigt.
e_3 seitlicher Epithelzapfen, der an anderer Stelle, der mit ez bezeichneten Gegend der Papille entsprechend, ebenfalls mit dem Oberflächenepithel zusammenhängt.
f Fettträubchen.
g Ganglion.
kp Geschmacksknospen in der Wand der Papille.
kw Geschmacksknospen in der Wand des Walles.
n Hauptnerv.
ng dessen Äste mit eingelagerten Ganglienzellen.
ng_1 quergetroffener Ast mit einer Ganglienzelle.

ng_2 längsgetroffener Ast.
nw zum Wall ziehender Ast.
nwg zum Wall ziehender Ast mit eingelagerten Ganglienzellen.
v Venen.

Fig. 2. Mittlerer Teil eines senkrechten Schnittes durch eine seitliche umwallte Papille der anderen Zungenseite desselben Hingerichteten, etwas ventral vom Ganglion. Die Tiefe des Walles ist beiderseits durch die Linien W W angegeben. Gezeichnet wie Fig. 1, doch mit Hartnack Obj. 4 Bezeichnungen, wie in Fig. 1, ausserdem:

cc konzentrische Körper, teils dem centralen, teils dem einen seitlichen Zapfen zugehörig.
e verzweigte Epithelmassen im Stroma.
gz Ganglienzellen, zum Teil in der Nähe des Oberflächenepithels.
n grösseres Nervenbündel mit seinen Ästen.
WW Dem Grunde des Wallgrabens entsprechende Linien.



Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München. Verlag von J F. Bergmann, Wiesbaden.

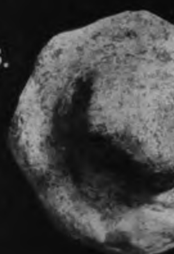


Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

Verlag von J F. Bergmann, Wiesbaden.

10.

14.

18.

11.

15.

19.

12.

20.

16.

13.

21.

17.


Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

22.



26.



23.



27.



24.



28.



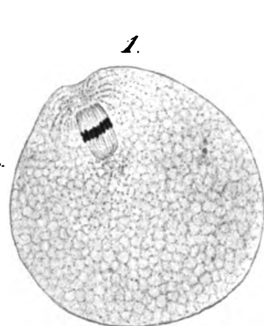
25.



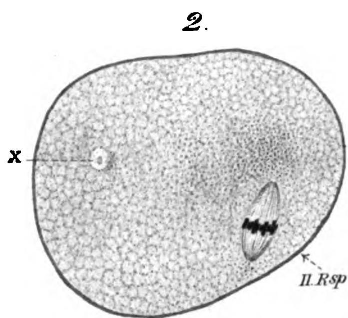
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

5,6

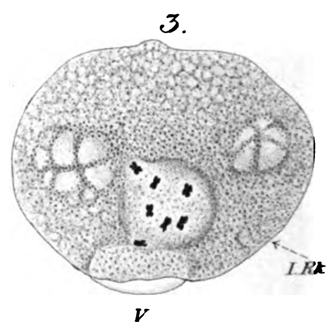
1.



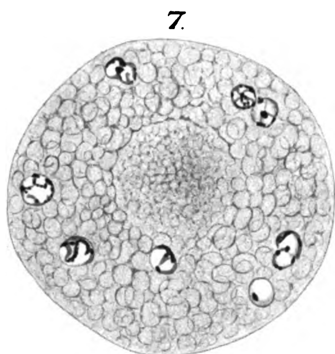
2.



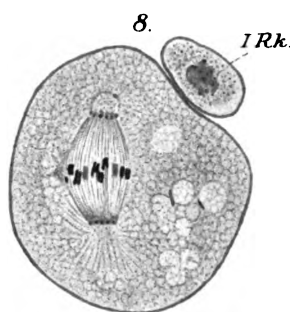
3.



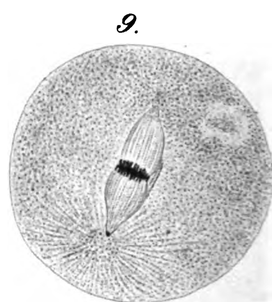
7.



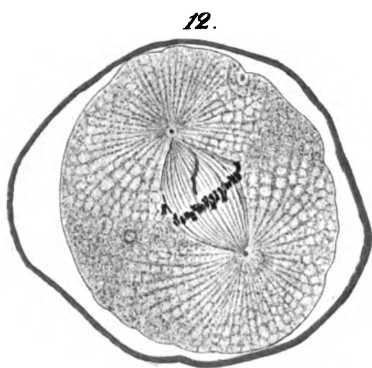
8.



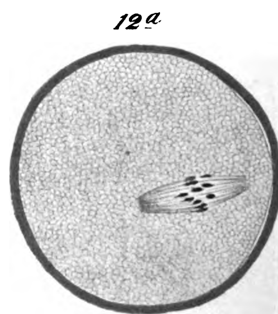
9.



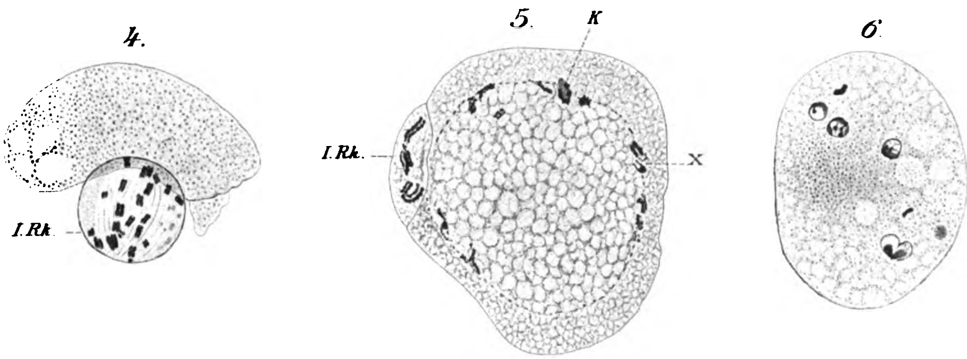
12.

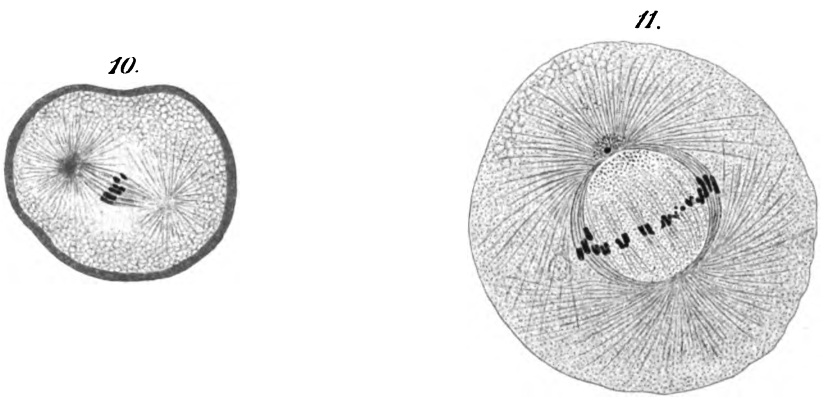


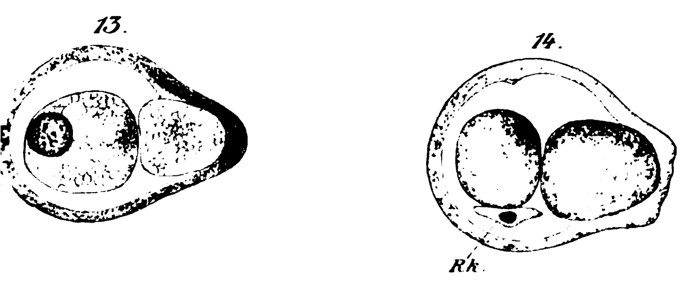
12a

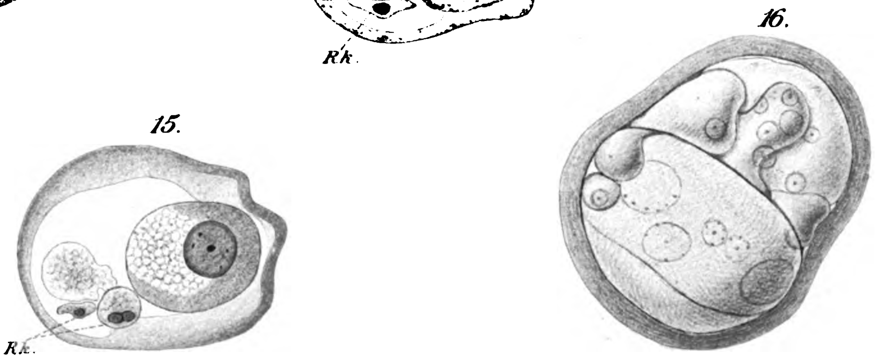


C. Krapf lith.

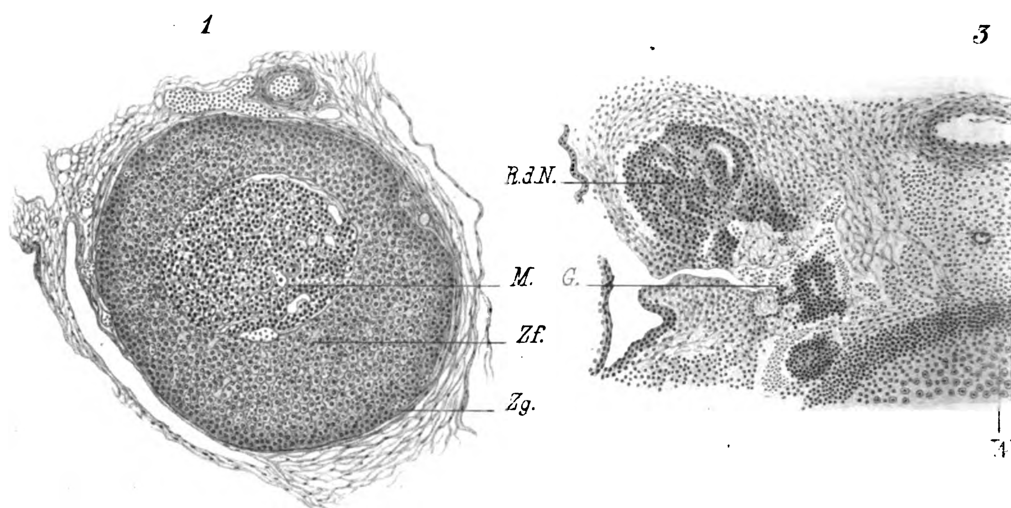


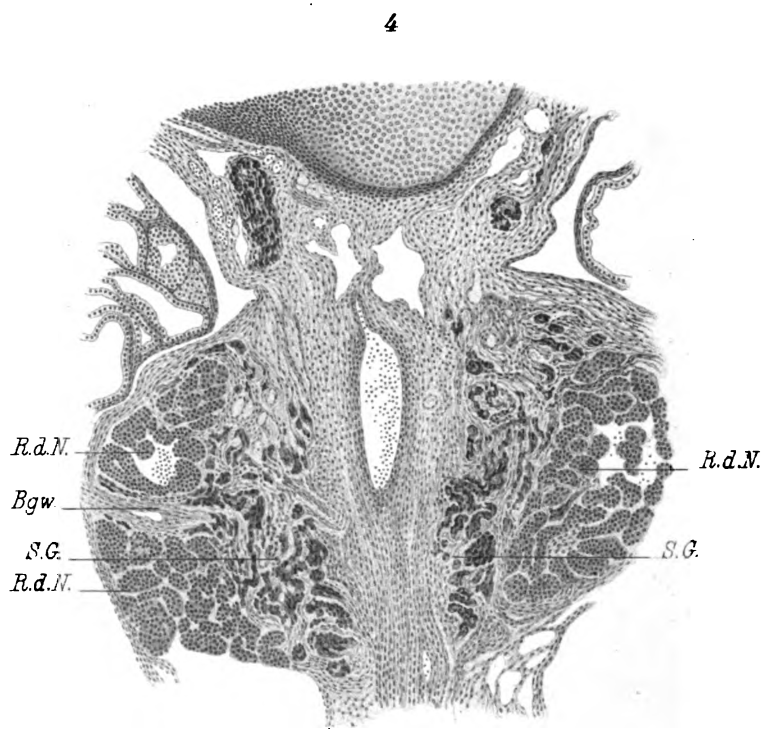






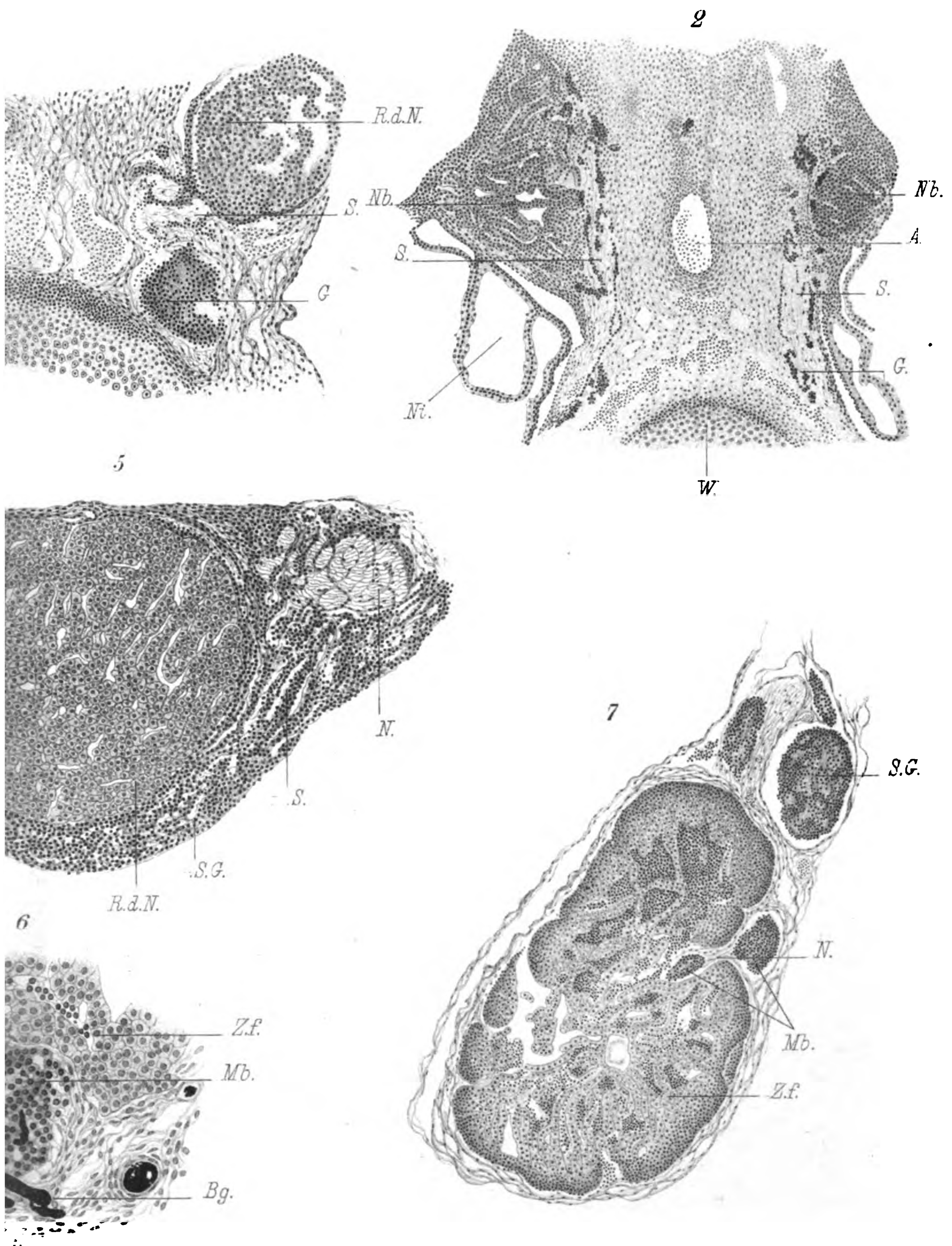
Verlag von J. F. Bergmann Wiesbaden.





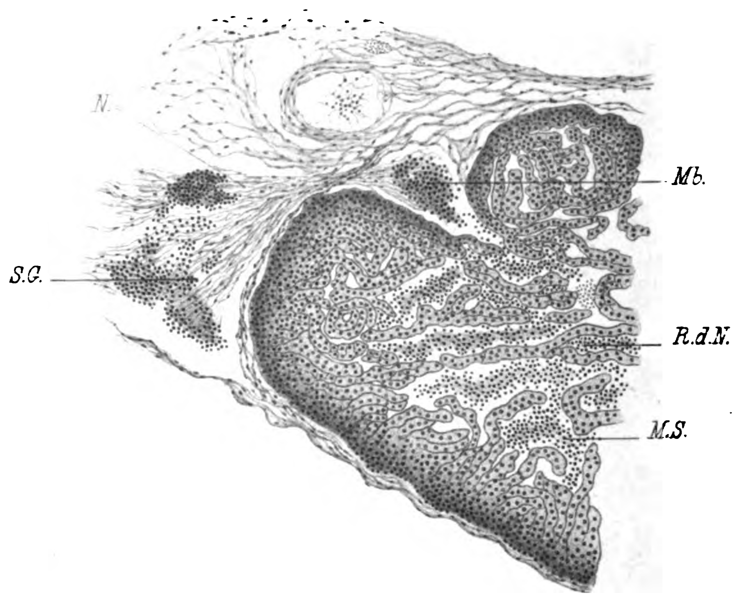
Krilitz u. Benésy del.

Lith. Anst. v. H. J.

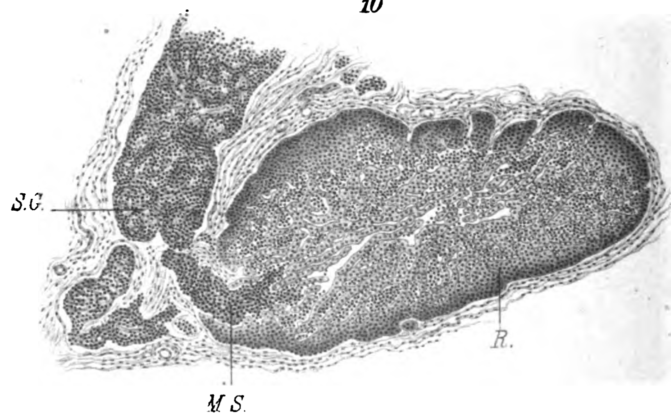


nas, Cassel.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

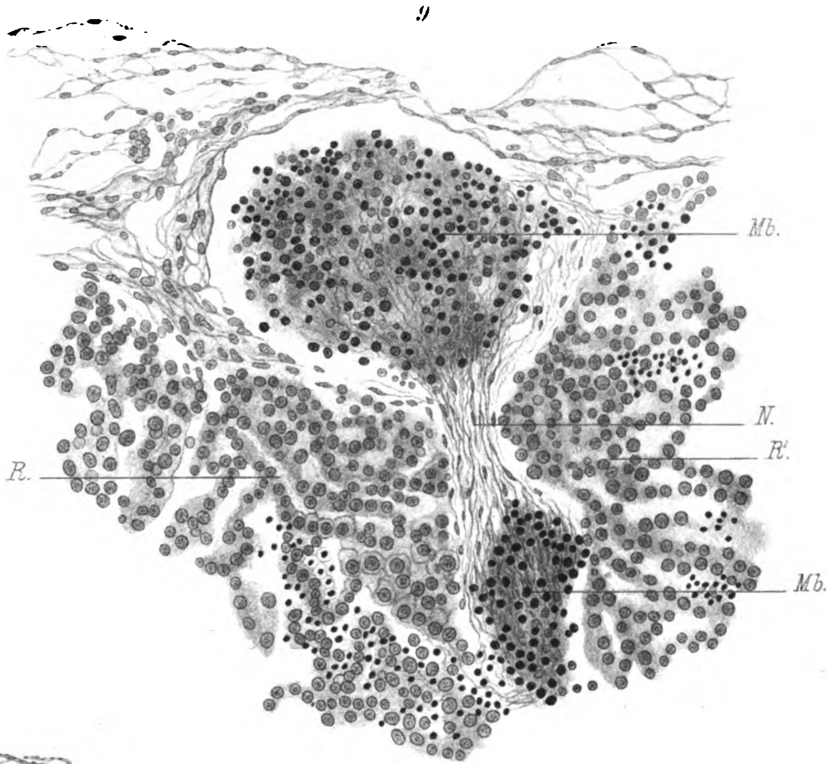


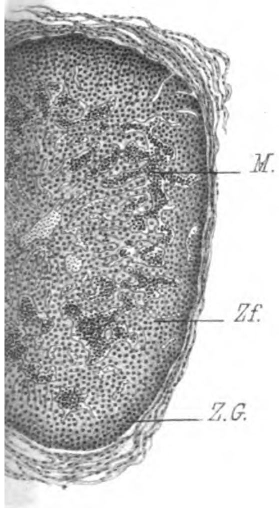


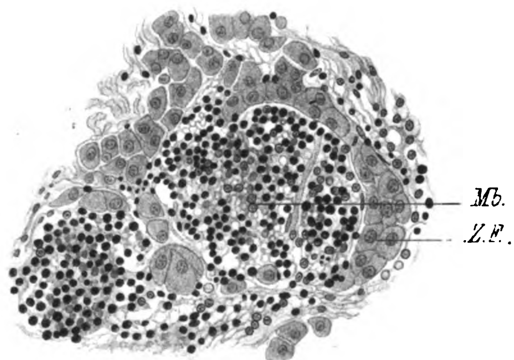


Krilitz u. Benésy del.

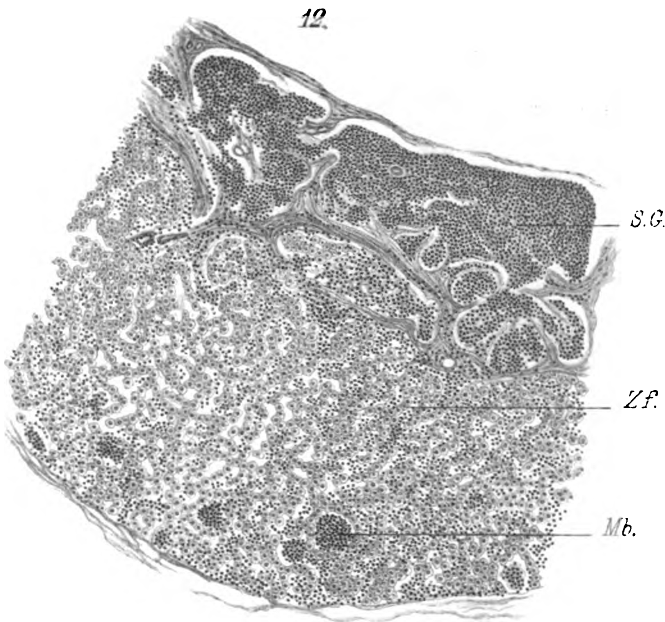
Lith. Anst. v. [illegible]


9
Mb.
N.
R'.
R.
Mb.

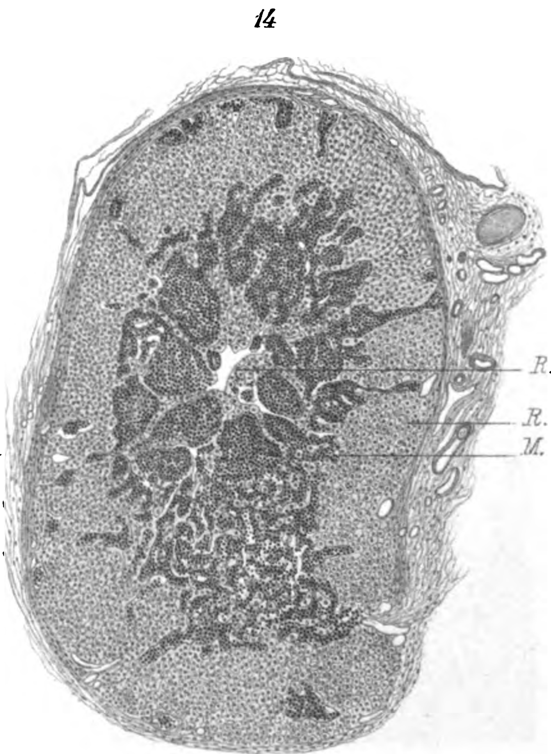

11
M.
Zf.
Z.G.


13
Mb.
Z.F.

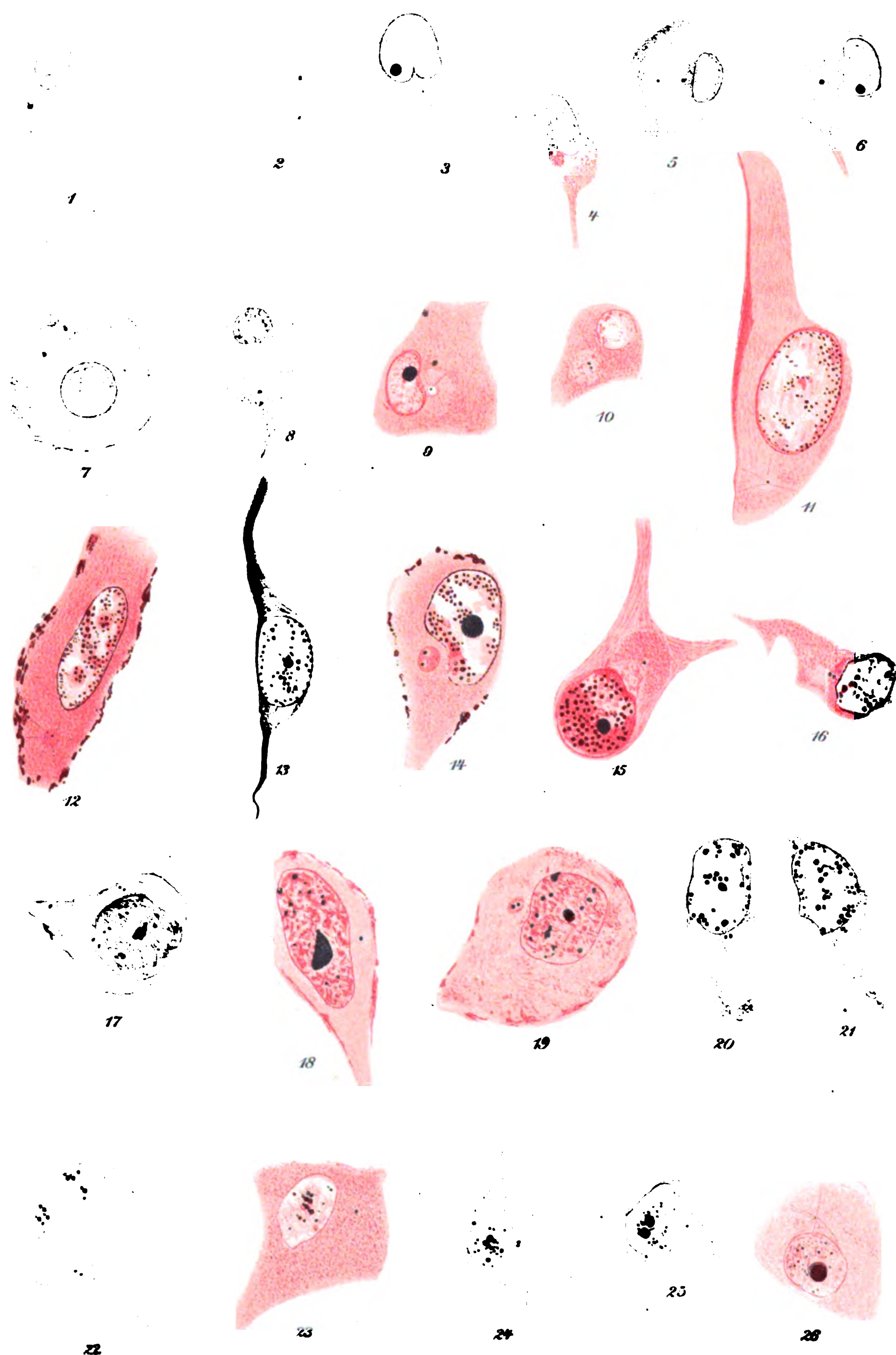
12.



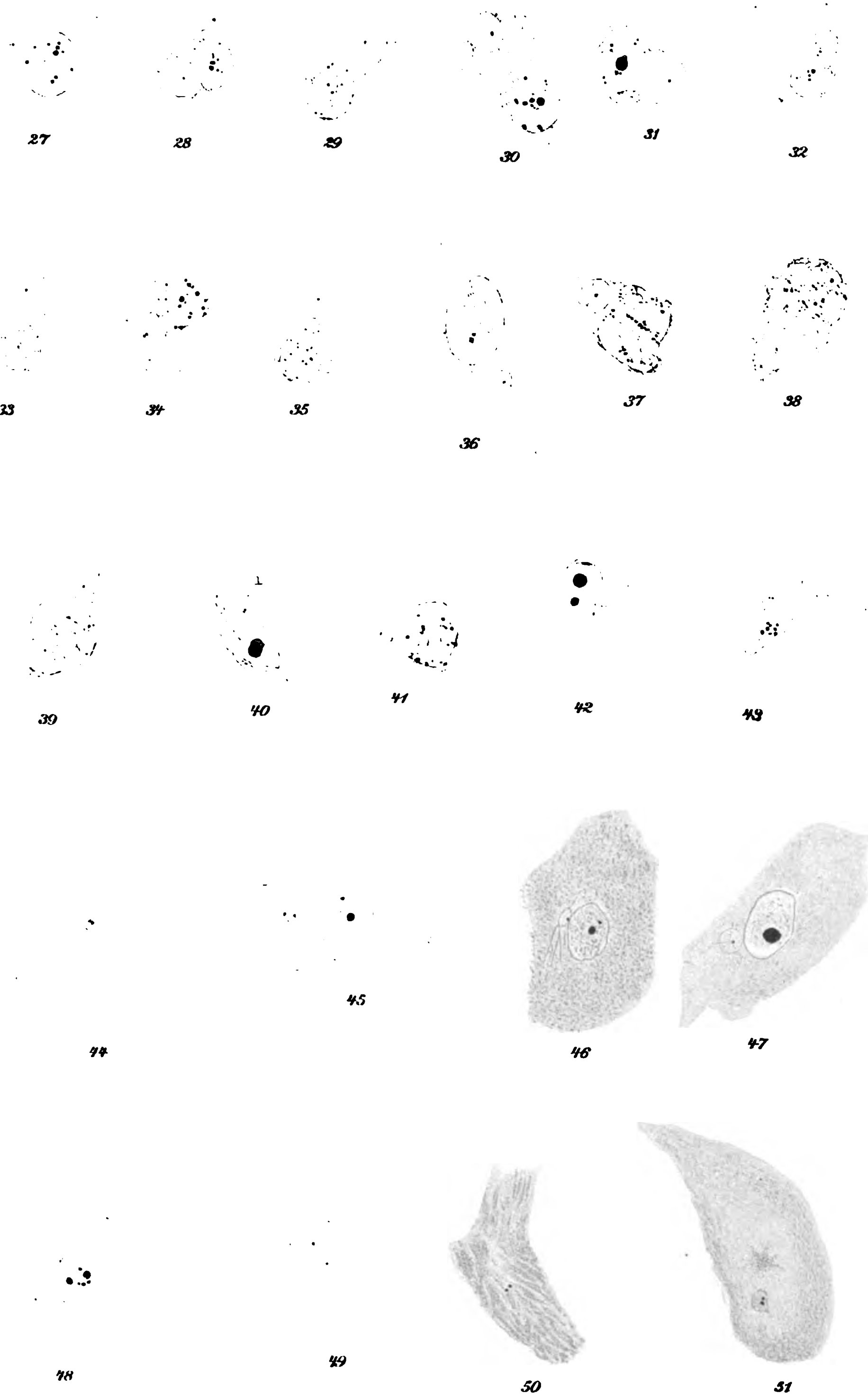
14



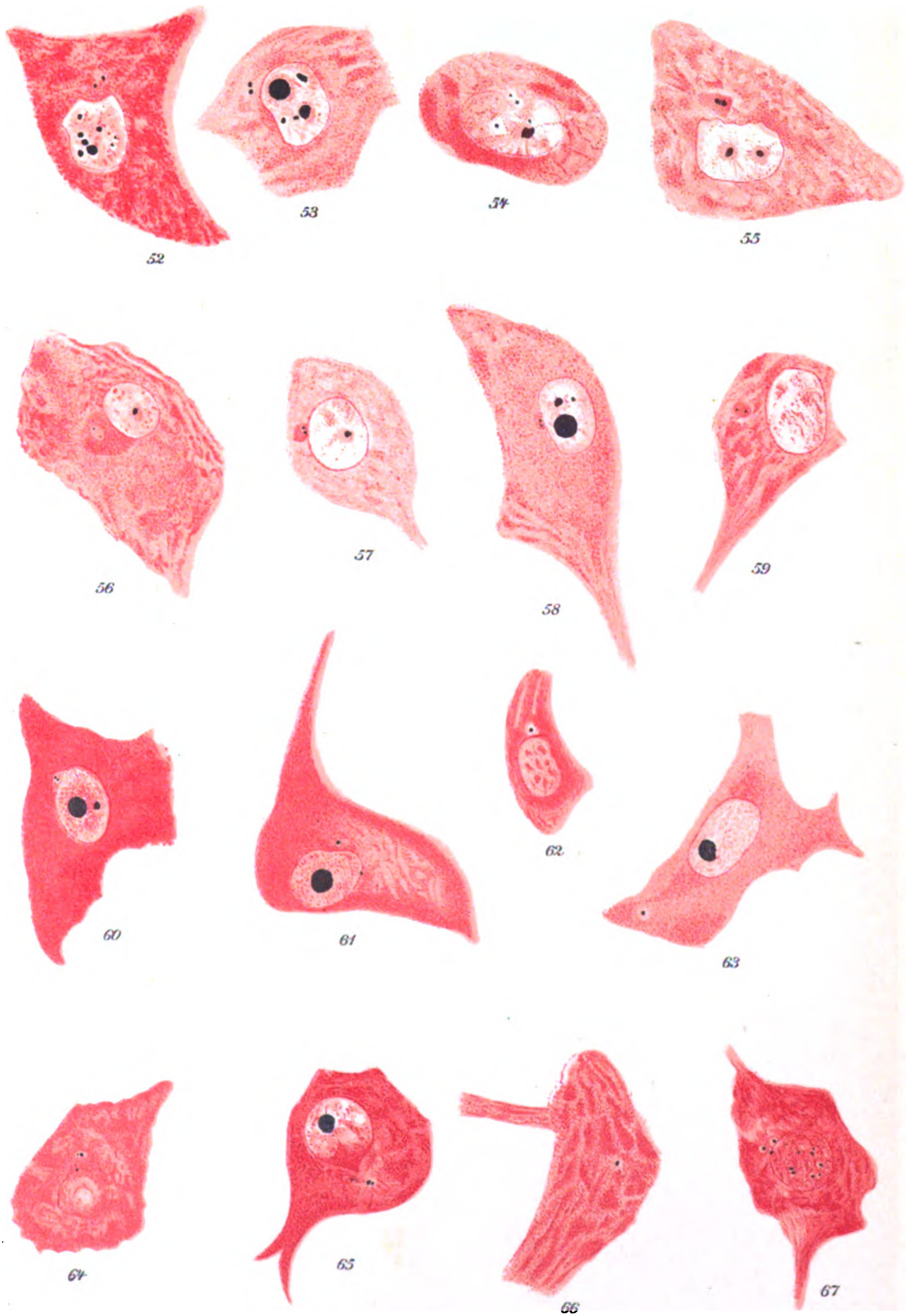
Krilitz del. Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



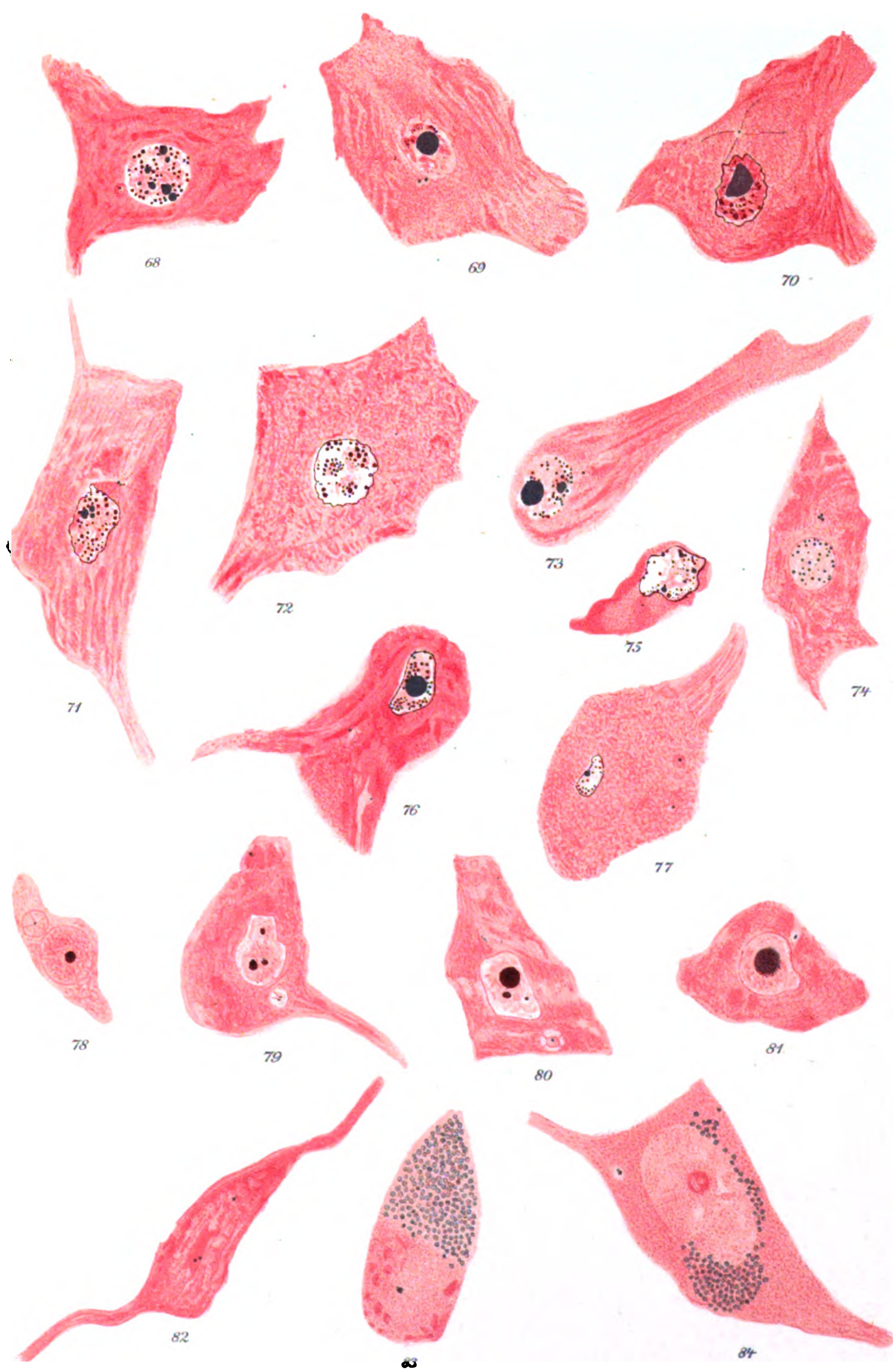
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



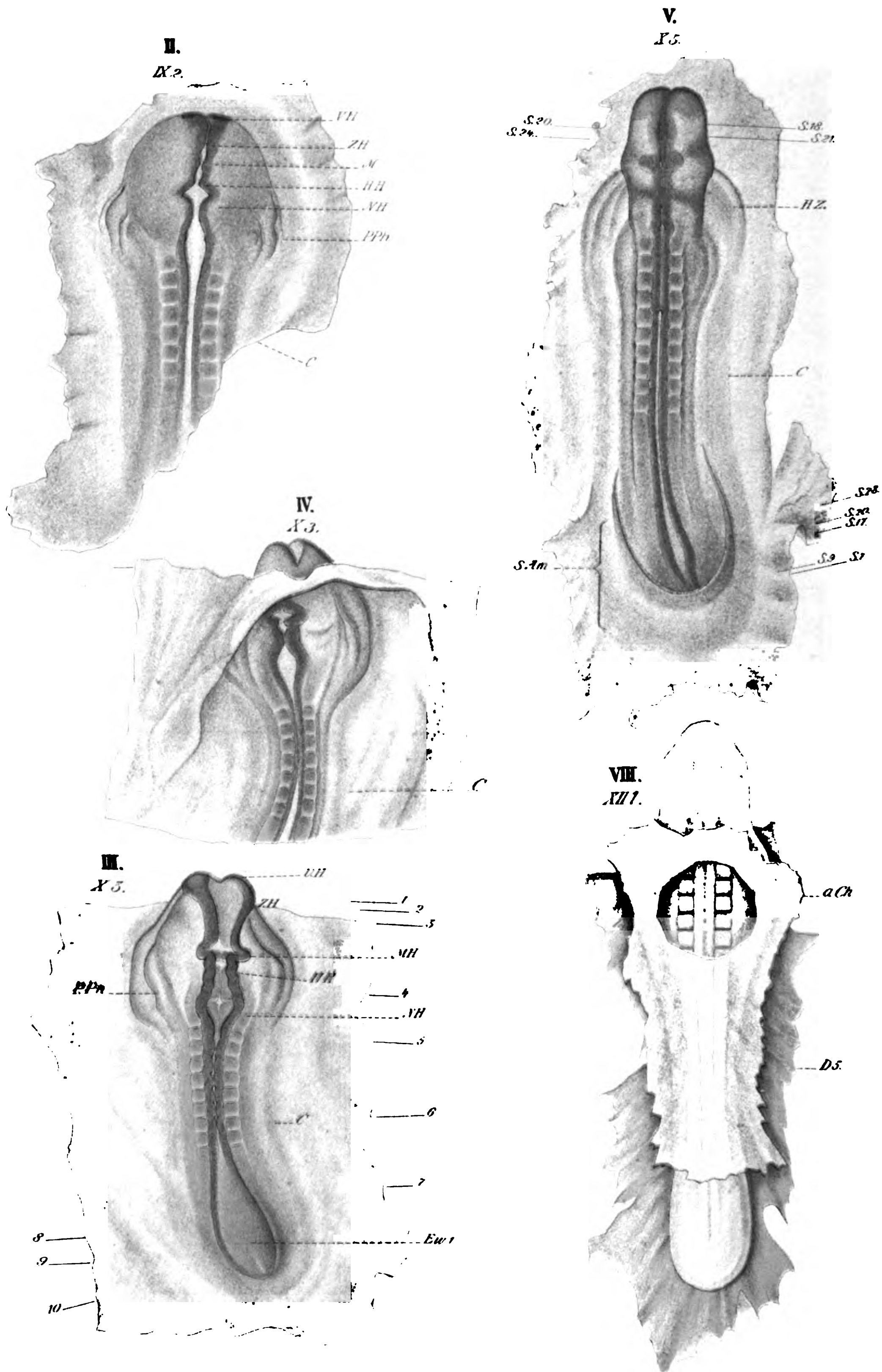
Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



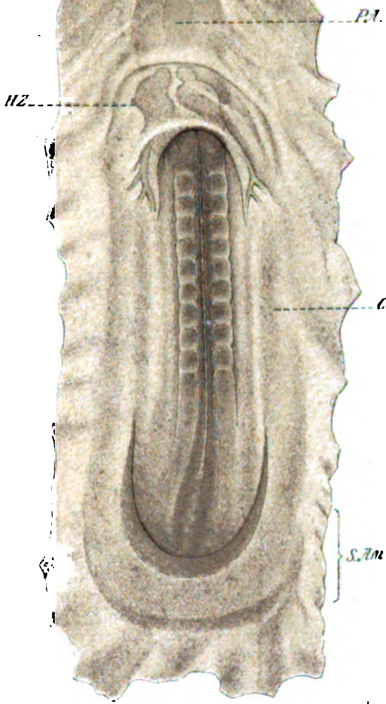
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



Bonnet u. Kraus gez. C. Krapf lith.

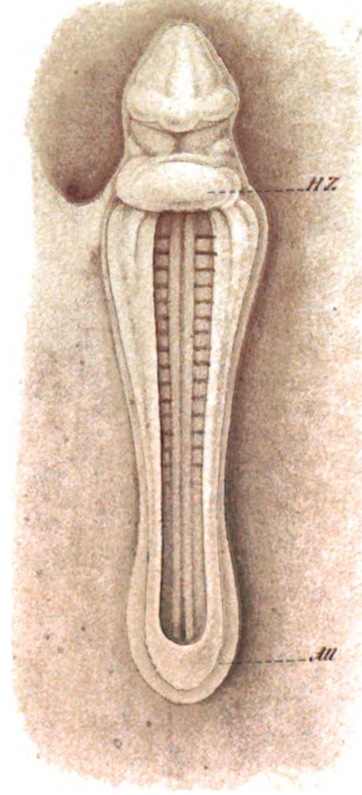
VI.

X 5.



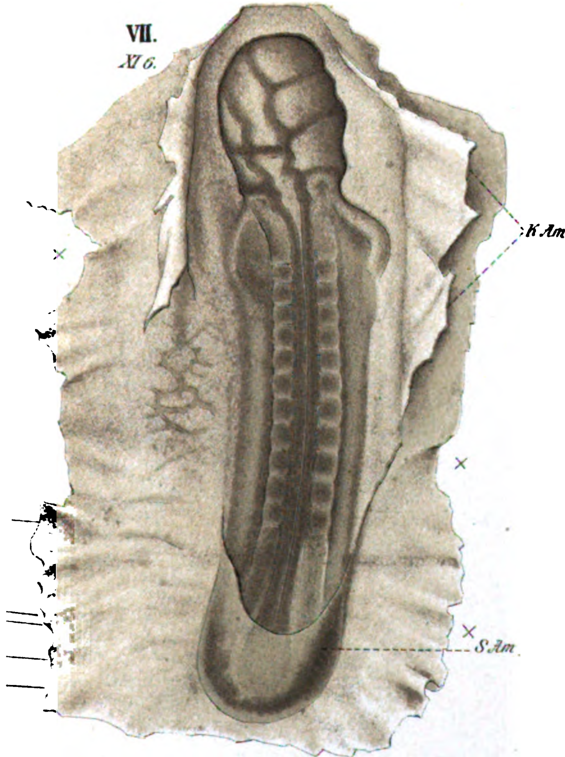
IX

XII l 3.



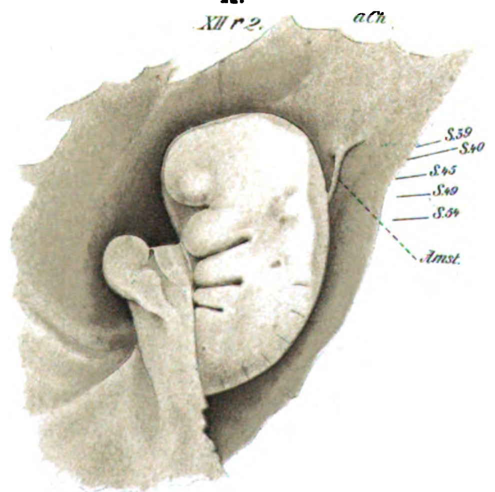
VII.

XI 6.

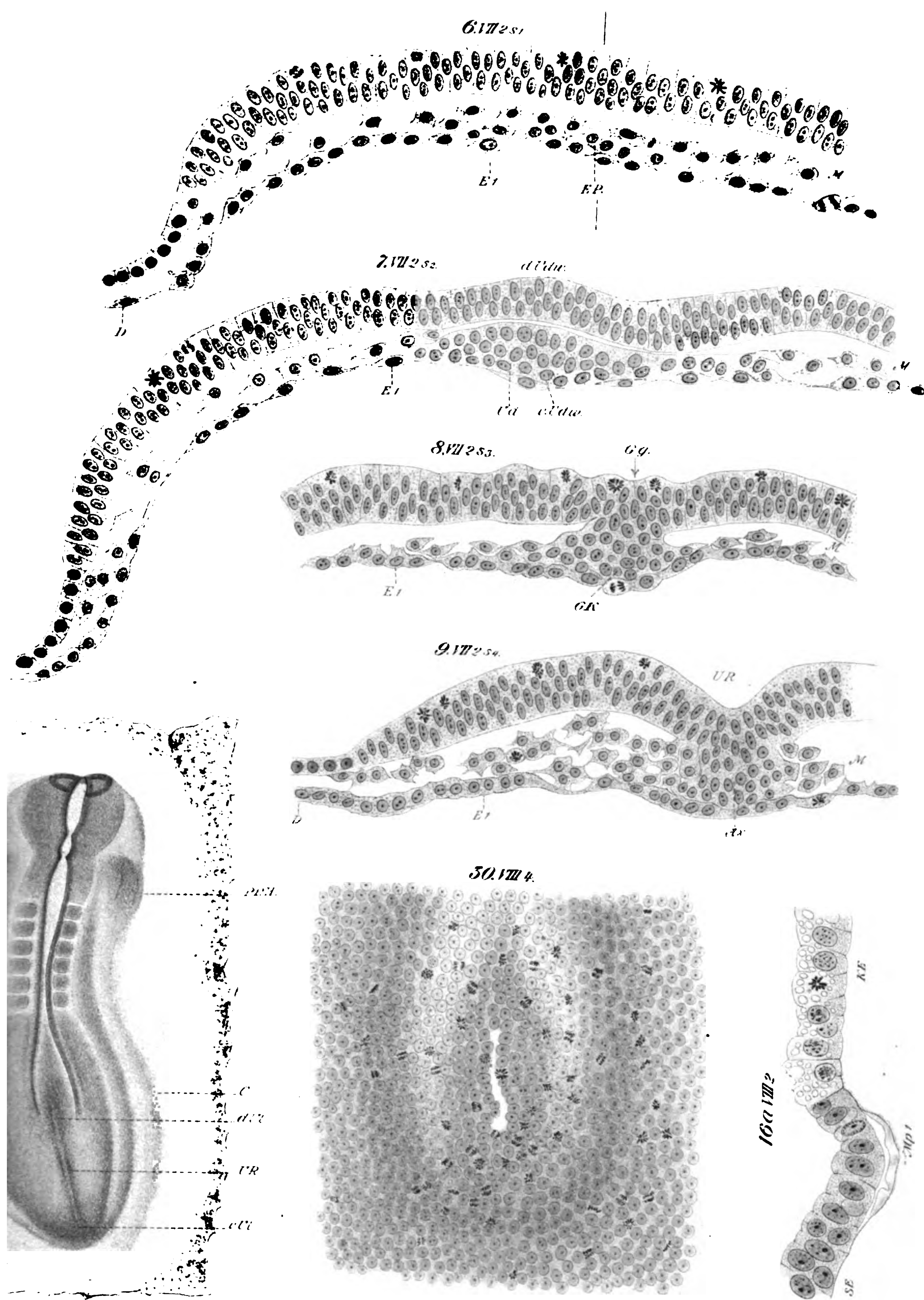


X.

XII r 2.



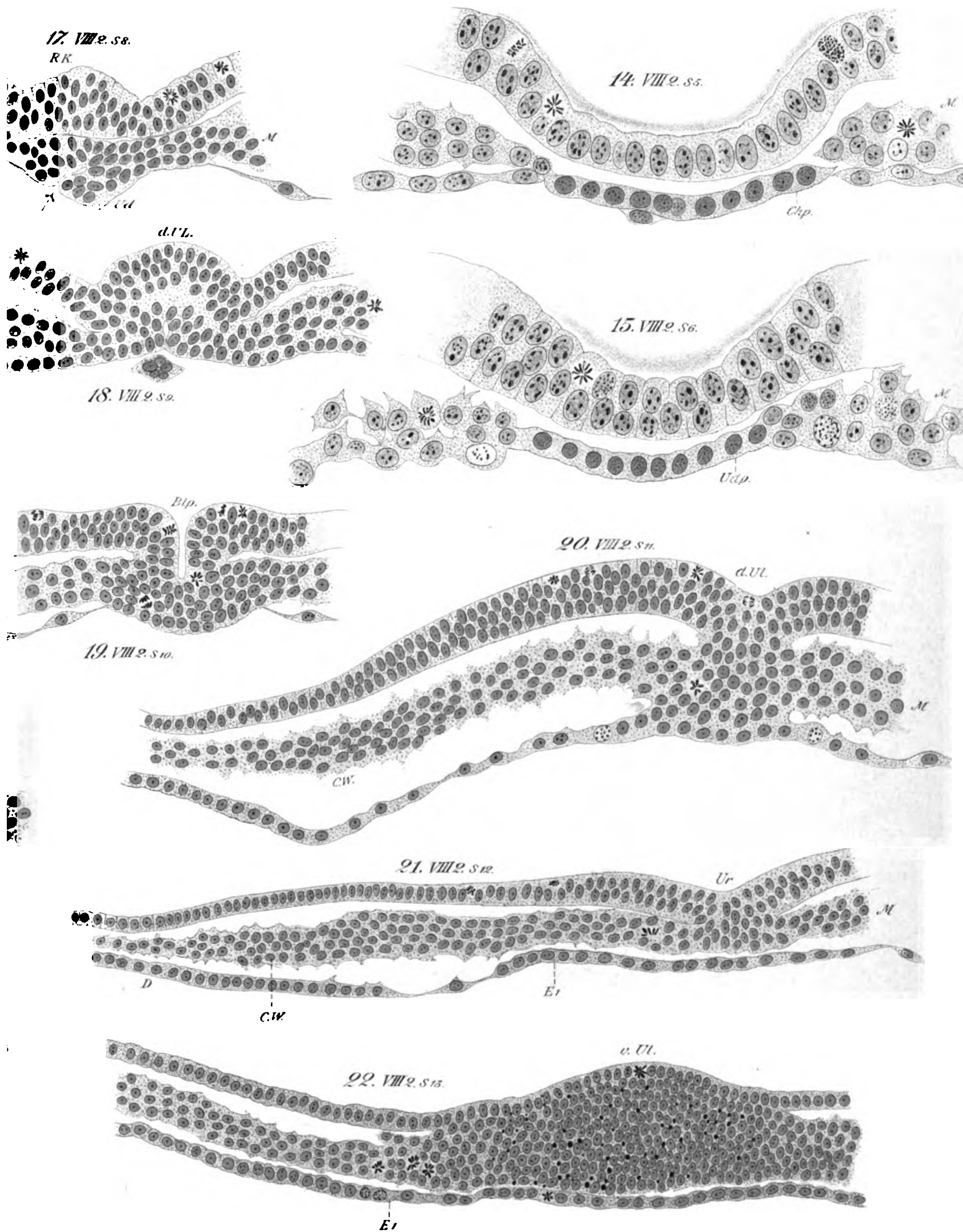

1. VII 1. s1
E1
D1
2. VII 1. s2
d. Udw
E1
Ud
v. Udw
D
3. VII 1 s3
Udw
M
E1
GK
4. VII 1 s4
UR
M
E1
D
5. VII 1 s5
UL
M
E1
D
59. VIII 2.
E
M
100/1
D
VE
Udp

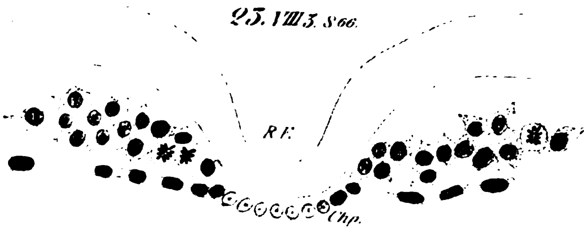

6. VII 2 s1
E1
EP
M
D
7. VII 2 s2
E1
M
8. VII 2 s3
E1
M
GK
9. VII 2 s4
UR
M
D
E1
30. VIII 4.
C
UR
16a VIII 2
KE
SE

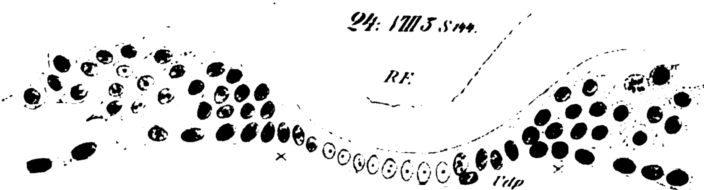
IX1

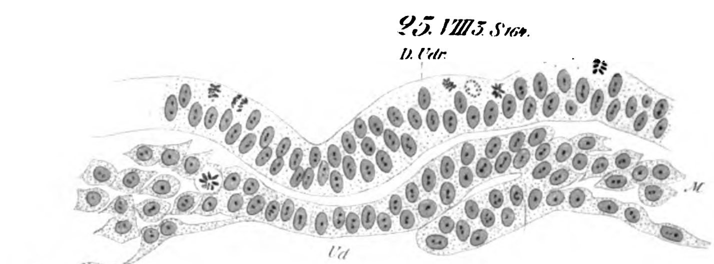
I.

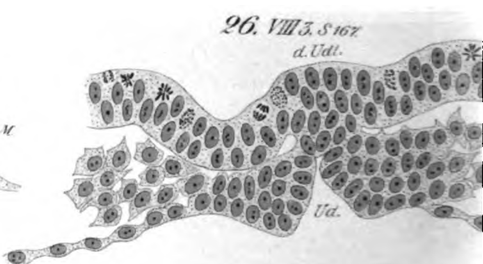

10. VIII 2. S1.
D
E
11. VIII 2. S2
D
M
E1
EP
M
12. VIII 2. S3
E
M
E1
D
EP
13. VIII 2. S4
RF
M
D
E1
EP
RF
16. VIII 2. S7
M
Vdp
E1
4
3
2
1
Vdp
Chp
poD
v
Rh
P. Ph.
60. X1.

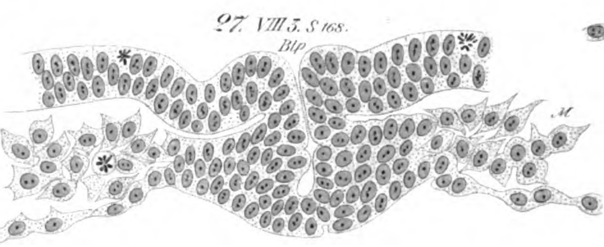

17. VIII 2. S 8.
R.K.
M
d.Ul.
18. VIII 2. S 9.
14. VIII 2. S 5.
M
Chp.
15. VIII 2. S 6.
M
Udp.
Blp.
19. VIII 2. S 10.
20. VIII 2. S 11.
d.Ul.
M
C.W.
21. VIII 2. S 12.
Ur
M
D
C.W.
E1
22. VIII 2. S 13.
v. Ul.
E1

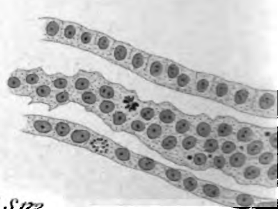

23. VIII 3. S 66.
RF.
Chp.

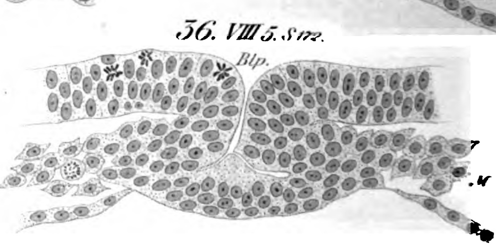

24. VIII 3. S 144.
RF.
Udp

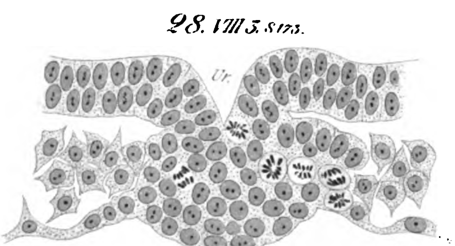

25. VIII 3. S 164.
D. Udr.
M
Ud

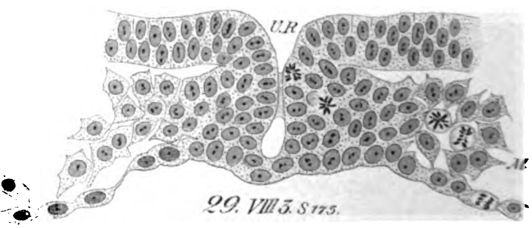

26. VIII 3. S 167.
d. Udl.
Ud.


27. VIII 3. S 168.
Blp.
M



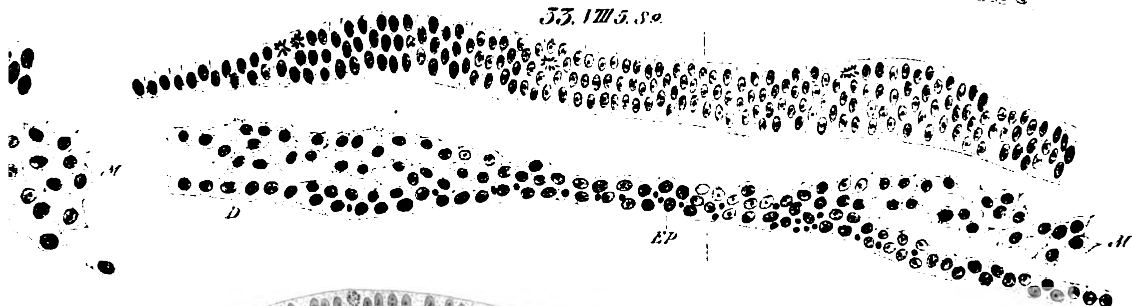

36. VIII 5. S 172.
Blp.
M

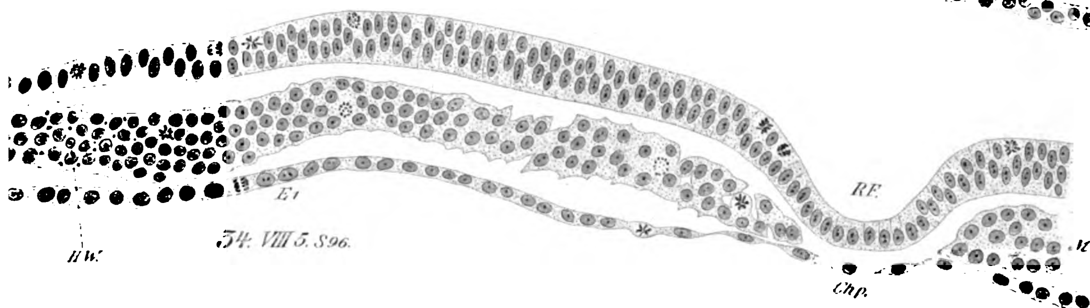

28. VIII 3. S 173.
Ur.

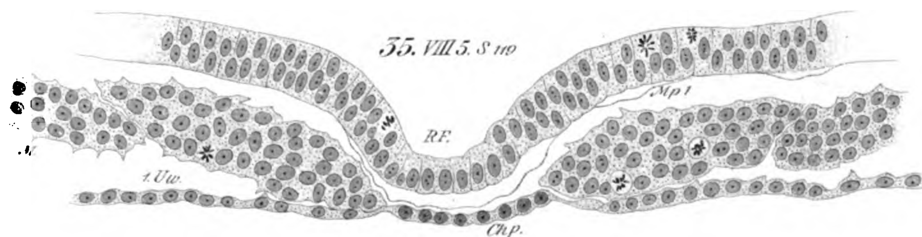

U.R
M
29. VIII 3. S 175.


31. VIII 5. S1.
Mp1
M
D
EP

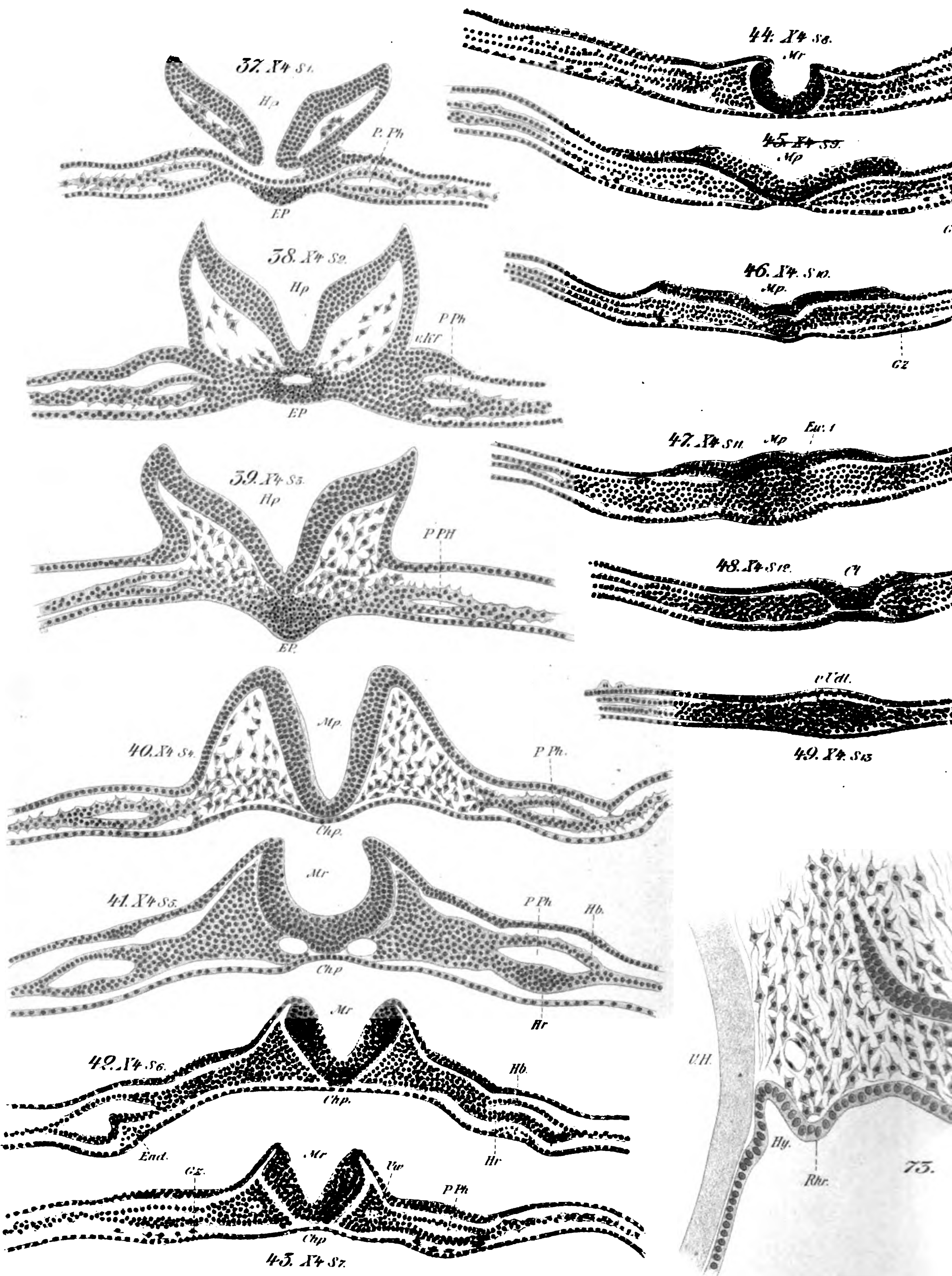

32. VIII 5. S4.
M
D
EP

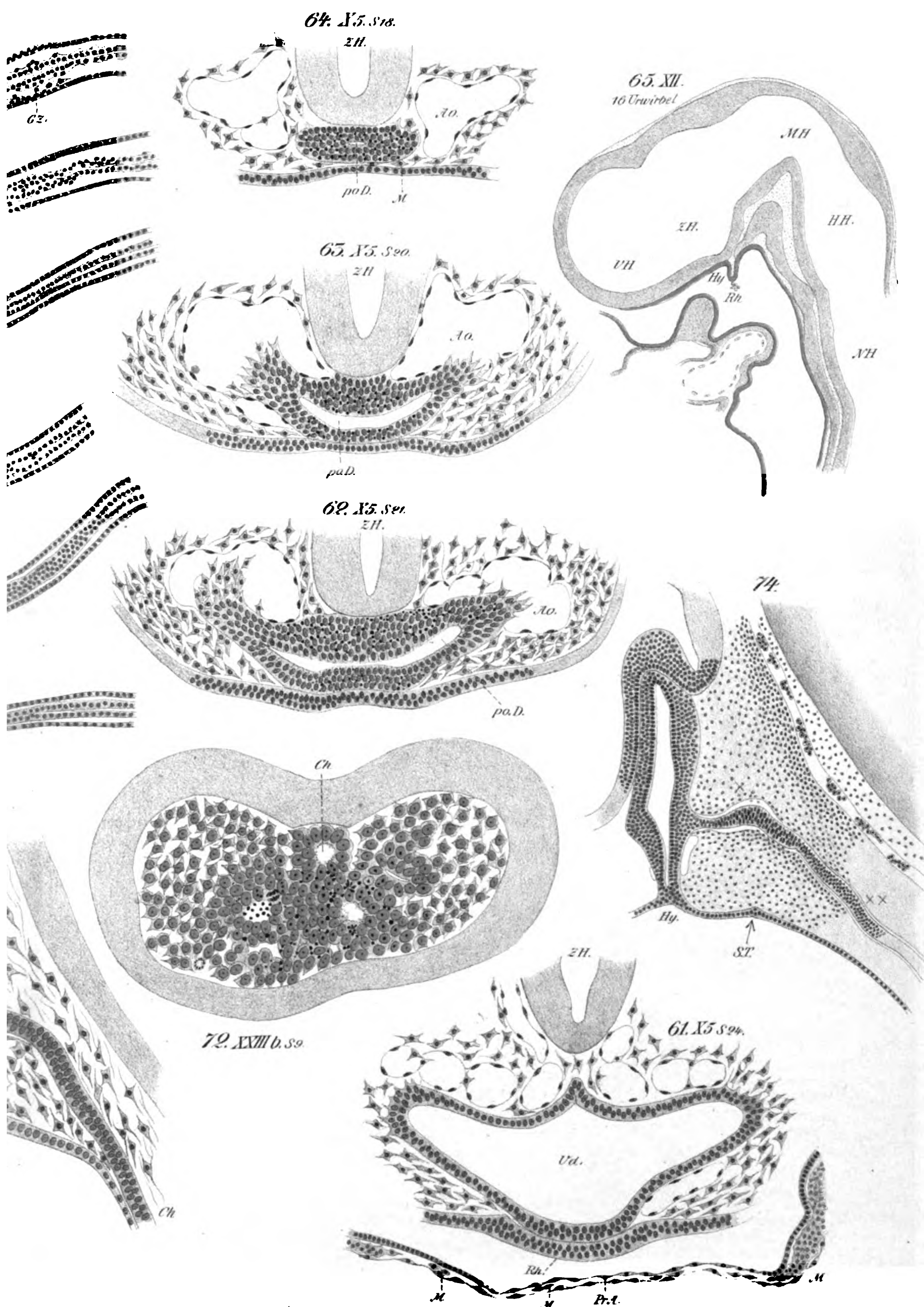

33. VIII 5. S9.
M
D
EP
M

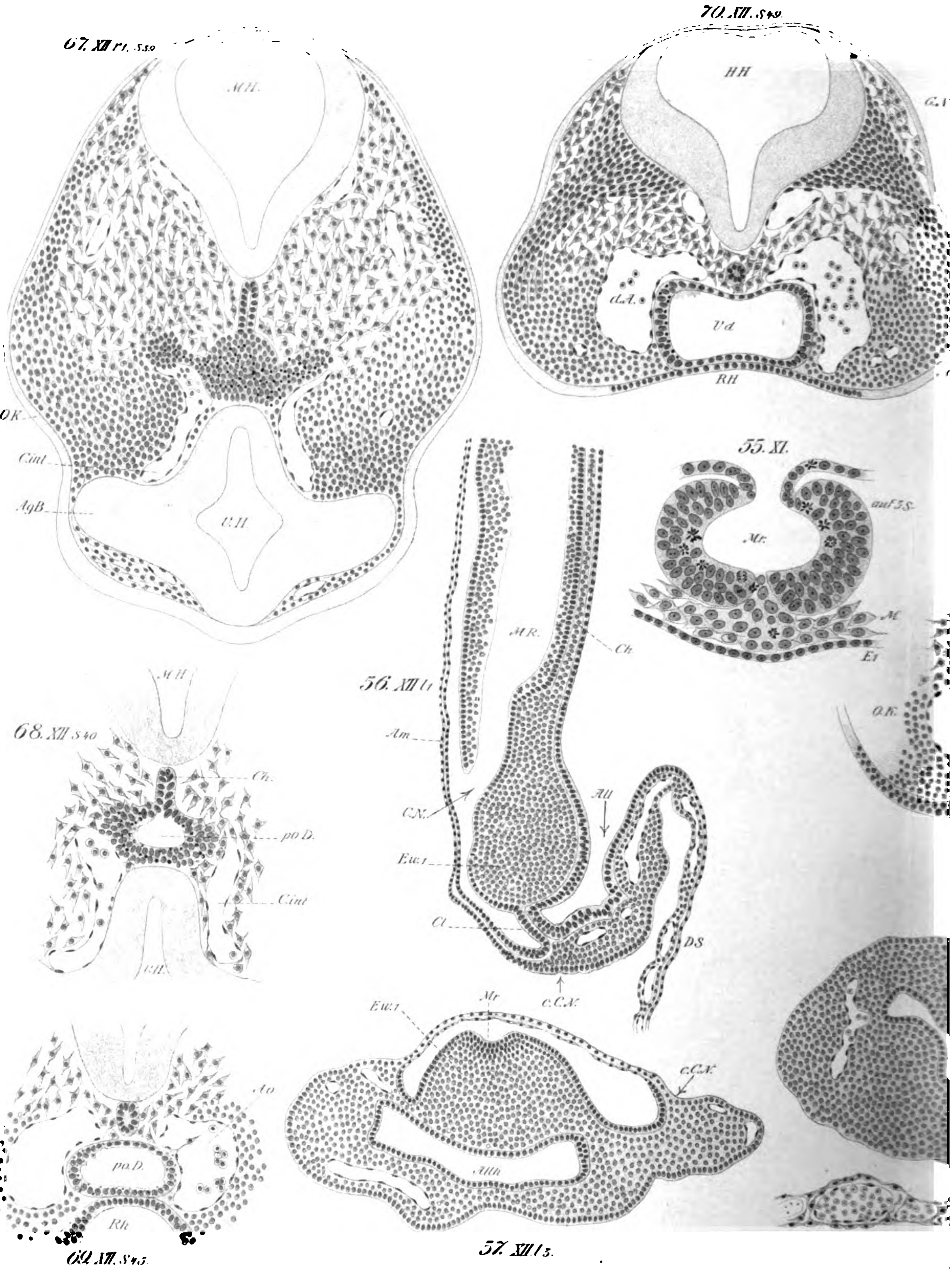

E1
RF
M
HW.
34. VIII 5. S96.
Chp.

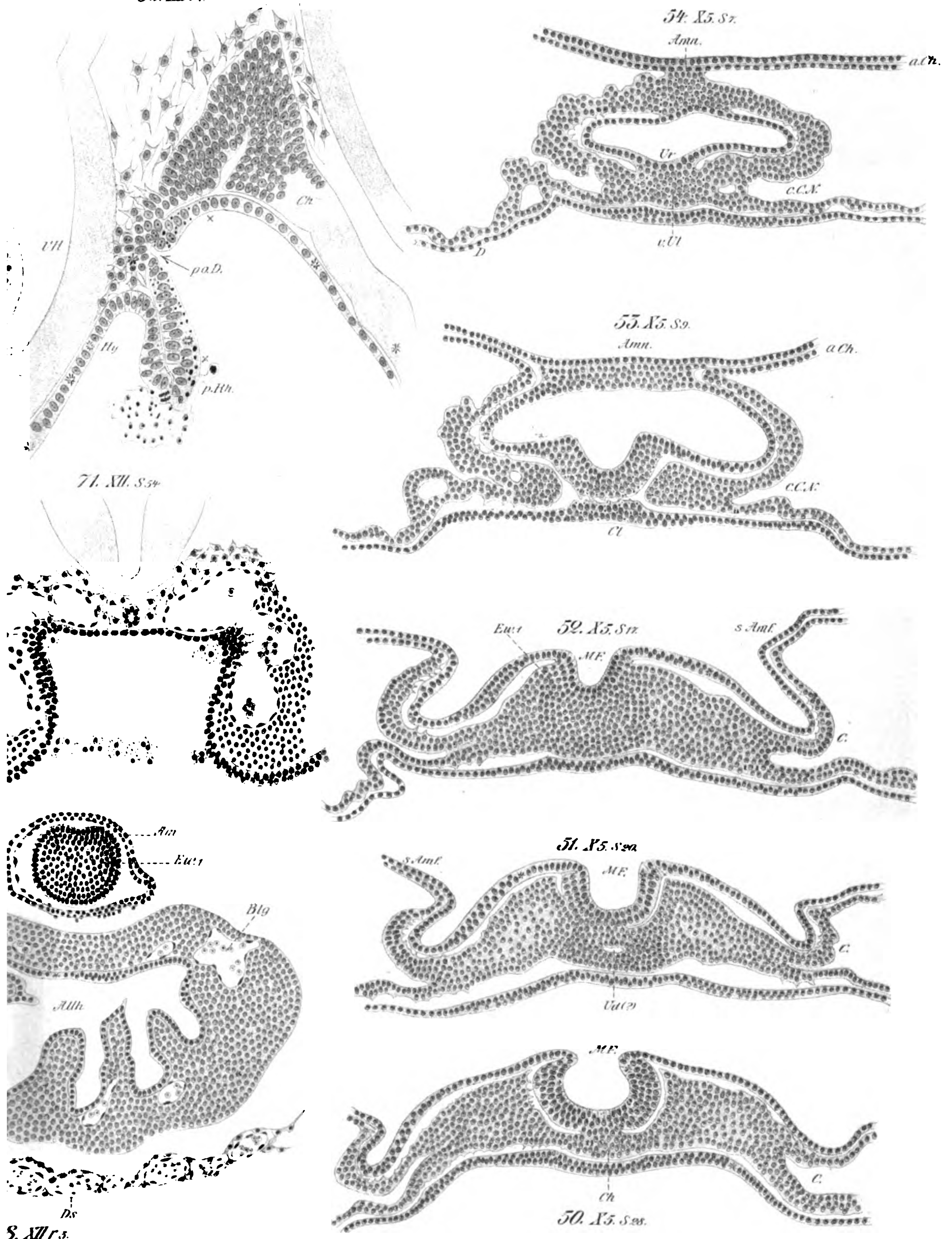

35. VIII 5. S 119
Mp1
RF
M
1. Uw.
Chp.

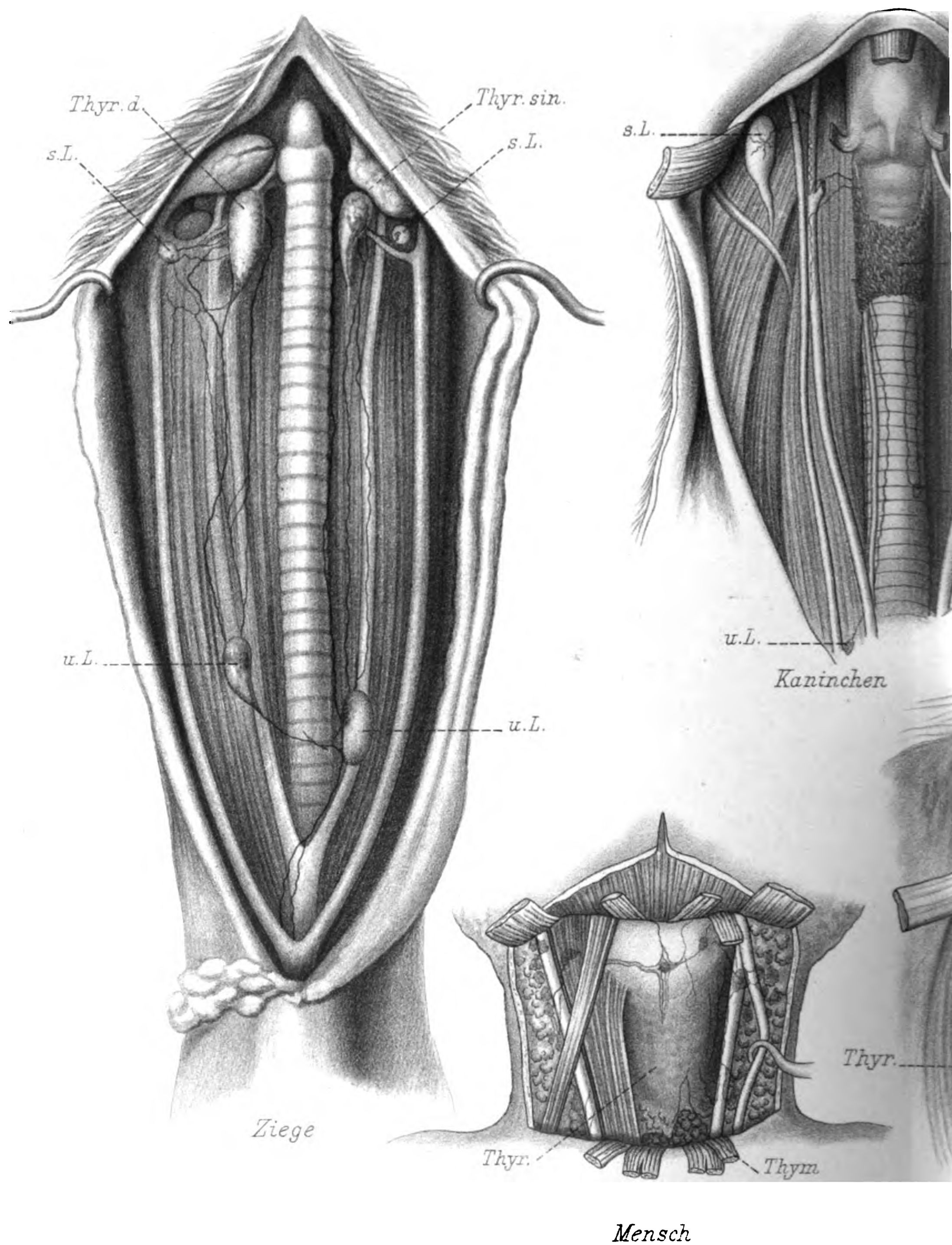
24 25


37. X4 S1.
Hp
P. Ph
EP
38. X4 S2.
Hp
P Ph
EP
39. X4 S3.
Hp
P PH
EP
40. X4 S4.
Mp.
P Ph.
Chp.
41. X4 S5.
Mr
P Ph
Hb.
Chp
Hr
42. X4 S6.
Mr
Hb.
Chp.
End.
Hr
Gz.
Mr
P Ph
Chp
43. X4 S7.
44. X4 S8.
Mr
45. X4 S9.
Mp
46. X4. S10.
Mp.
Gz
47. X4 S11.
Mp
48. X4 S12.
49. X4. S13
U.H.
Hy.
Rhr.
73.

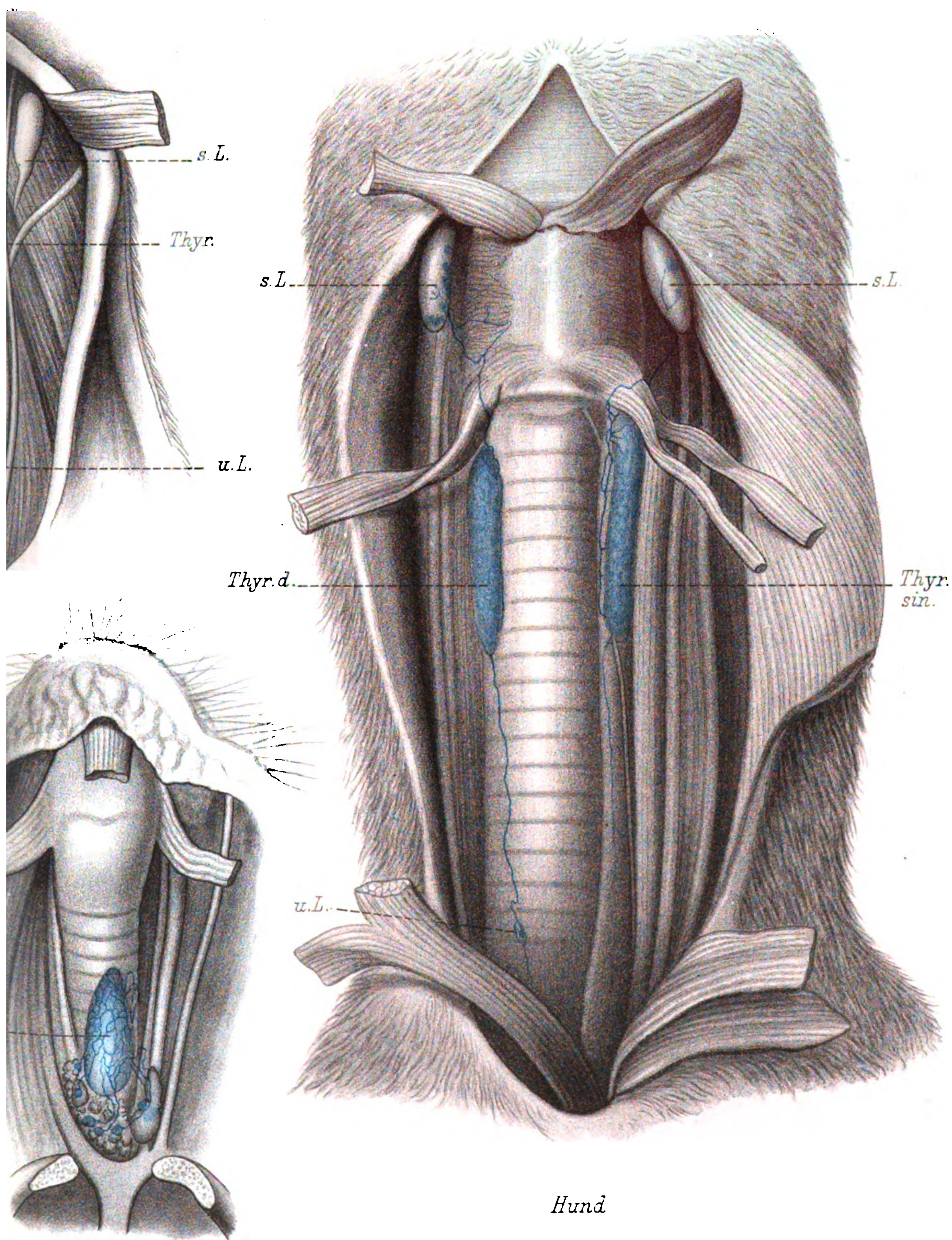

64. X5. S18.
ZH.
Ao.
poD.
M
63. X5. S20.
ZH
Ao.
paD.
62. X5. S21.
ZH.
Ao.
po.D.
65. XII.
16 Urwirbel
MH
ZH.
HH.
VH
Hy
Rh.
NH
74.
Hy.
S.T.
Ch
72. XXIII b. S9.
ZH.
61. X5 S24.
Ud.
Rh.
M
M
M
Pr.A.
Gz.
Ch


67. XII r1. S.39
M.H.
OK
Cint
AgB
v.H
70. XII. S.49.
HH
G.N
d.A.
Vd
RH
55. XI.
auf 3 S.
Mr.
M
E1
56. XII t1
M.R.
Ch
Am
C.N.
All
Ew.1
Cl
DS
c.C.N.
68. XII S.40
M.H
Ch.
po D.
Cint
v.H.
O.K.
Ew.1
Mr
c.C.N.
Ao
po.D.
Rh
Allh
69. XII. S.45
57. XII t3.


66. XIII l 1.
VH
Hy
p.a.D.
p.Hh.
Ch
71. XII. S.54
Am
Eu.1
Blg
Allh
Ds
S. XII r 3.
54. X5. S7.
Amn.
a.Ch.
Ur
c.C.N.
v.Ul
D
53. X5. S9.
Amn.
a.Ch.
c.C.N.
Cl
52. X5. S17.
Eu.1
MF.
s.Amf.
C.
51. X5. S20.
s.Amf.
MF.
C.
Ud(?)
MF.
Ch
C.
50. X5. S28.


Thyr. d.
Thyr. sin.
s. L.
s. L.
u. L.
u. L.
Ziege
s. L.
u. L.
Kaninchen
Thyr.
Thyr.
Thym.

Mensch



Jonas Cassel.
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 1.



Fig. 2.

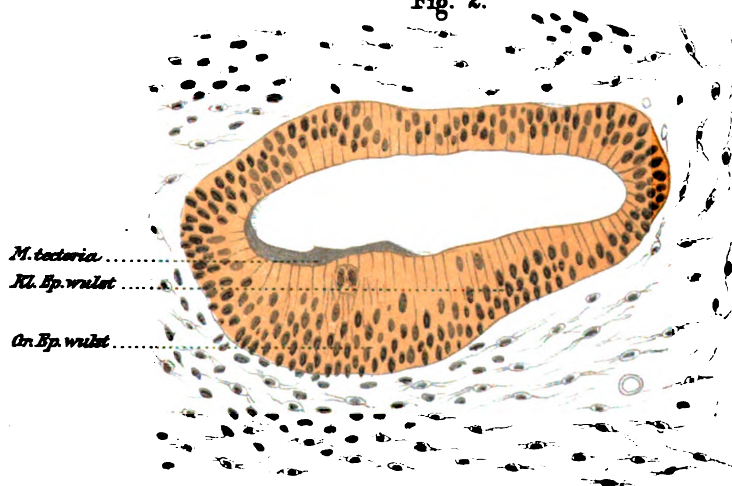
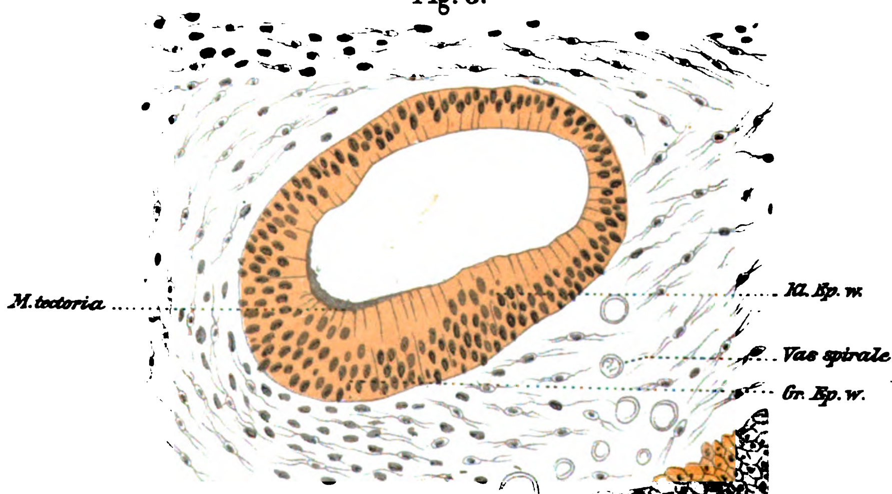


Fig. 3.



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 4.

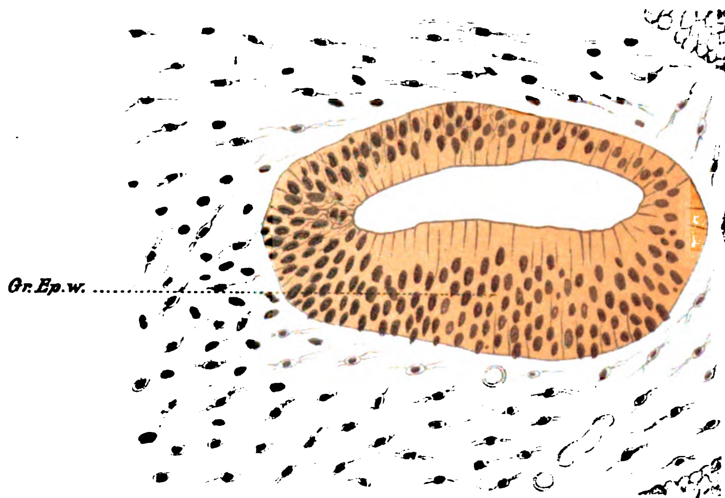


Fig. 5.

IV. Windung (4c.)
" " (4a.
" " (4b.
III. Windung (3b
II. Windung (2b
Basalwindung (1b.
knorpl. Schneckenkapsel
Sc. v.
Sc. t.
G. a.
3a. III. Windung
2a. II. Windung
1a. Basalwindung
Gefässe

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 6.

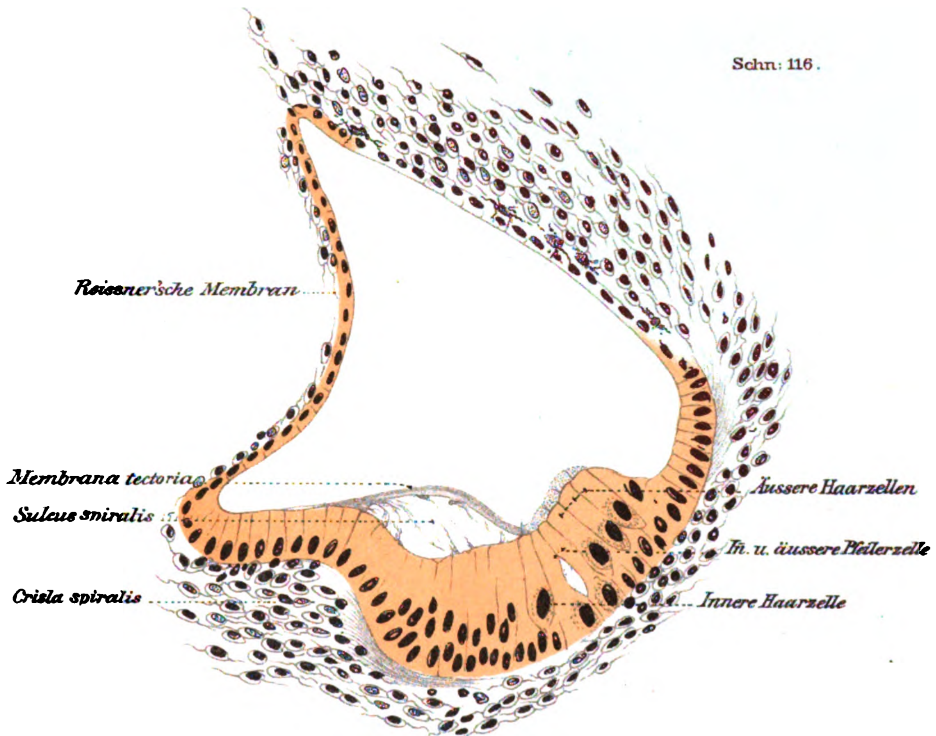
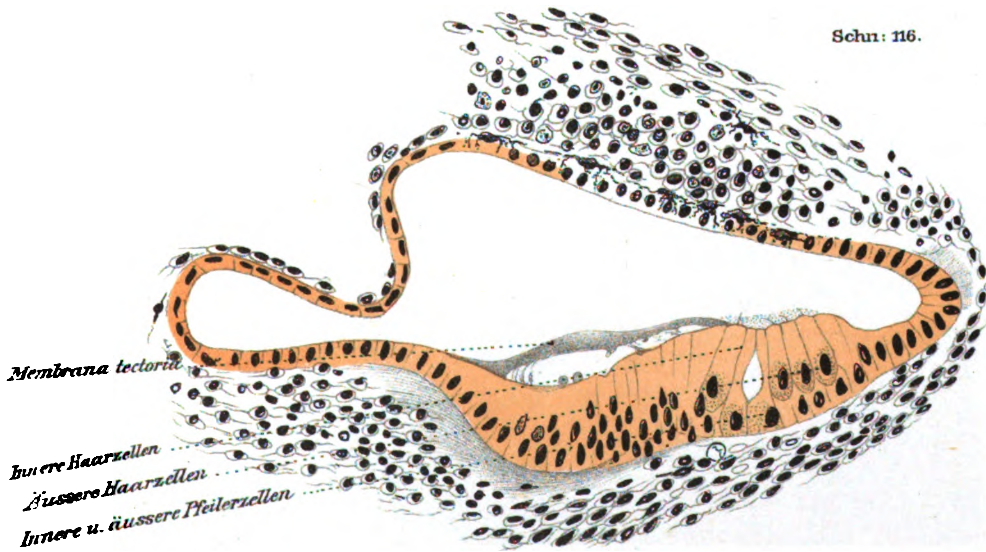


Fig. 7.



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 8.

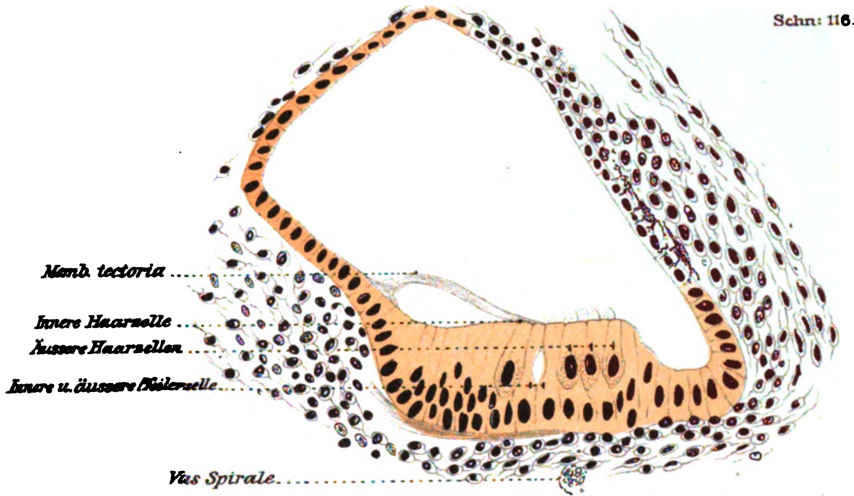


Fig. 9.

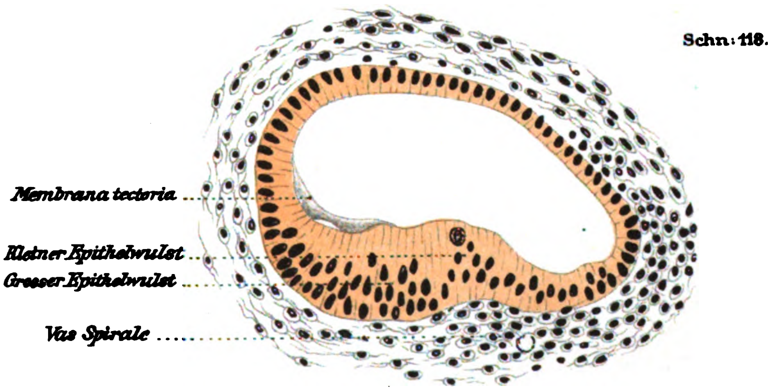
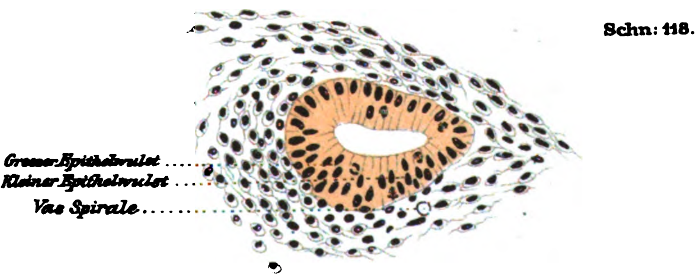


Fig. 10.



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 11.

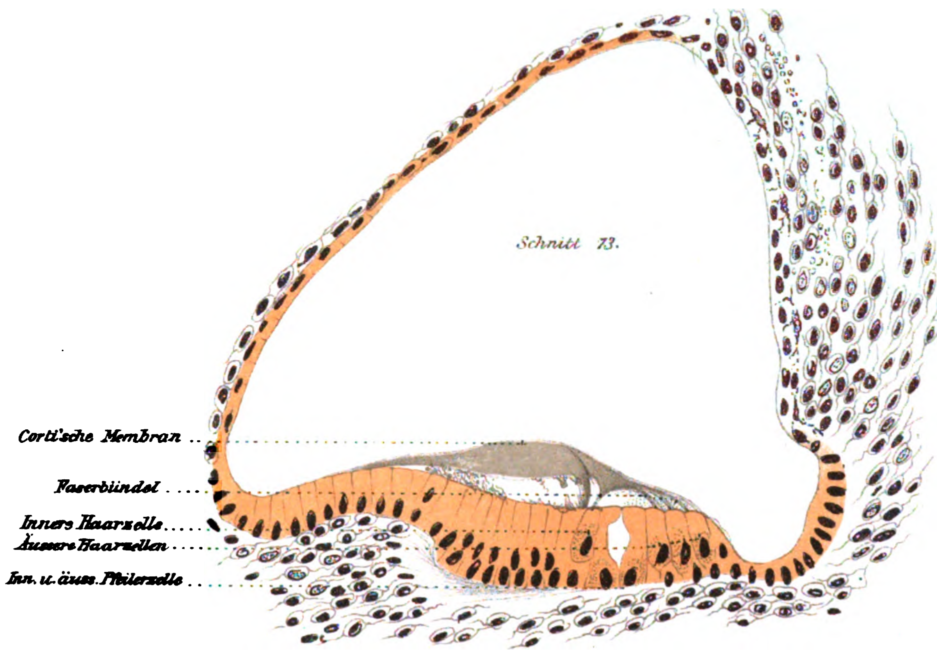
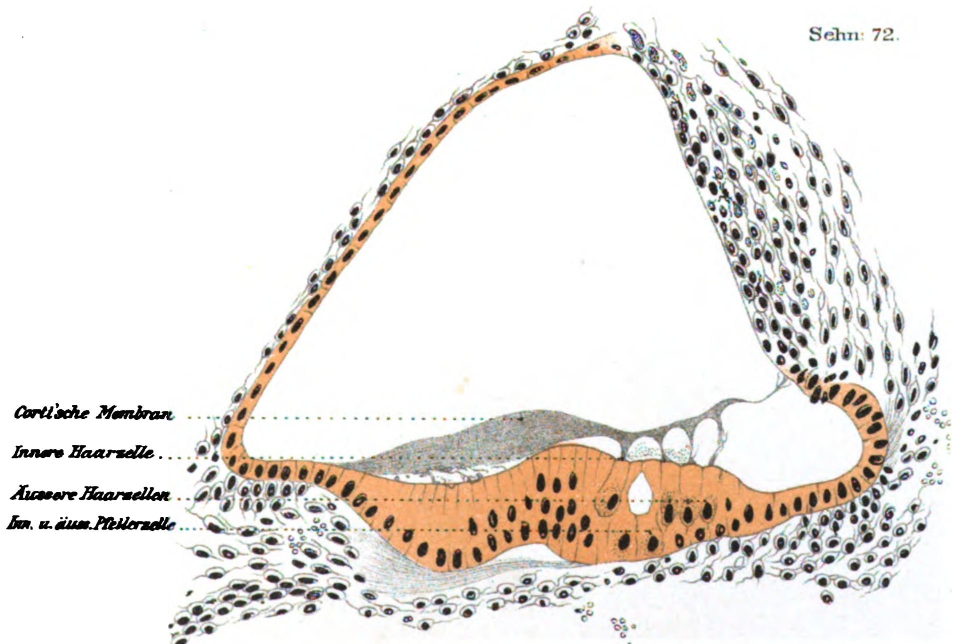


Fig. 12.



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers: Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 13.

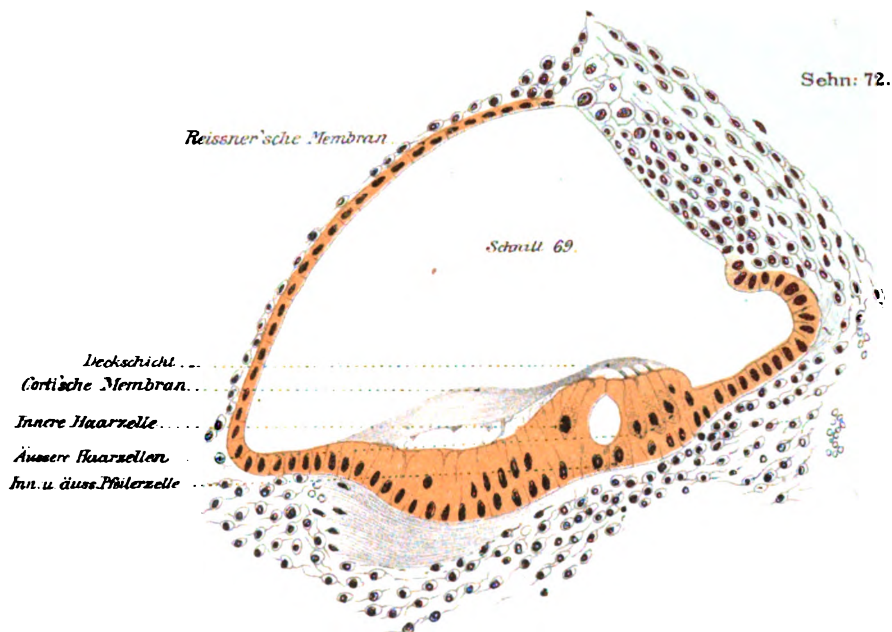
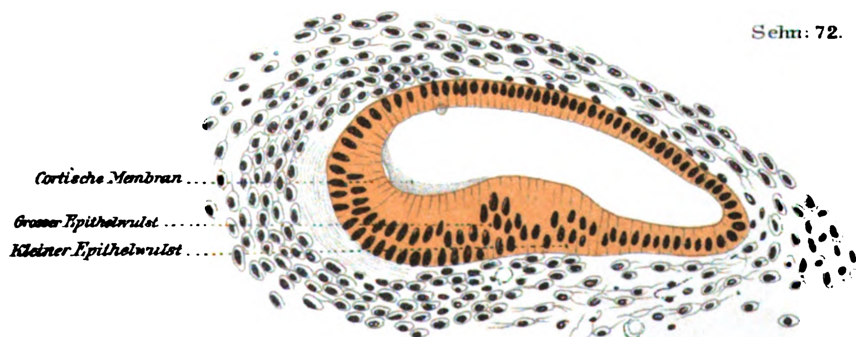


Fig. 14.



Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

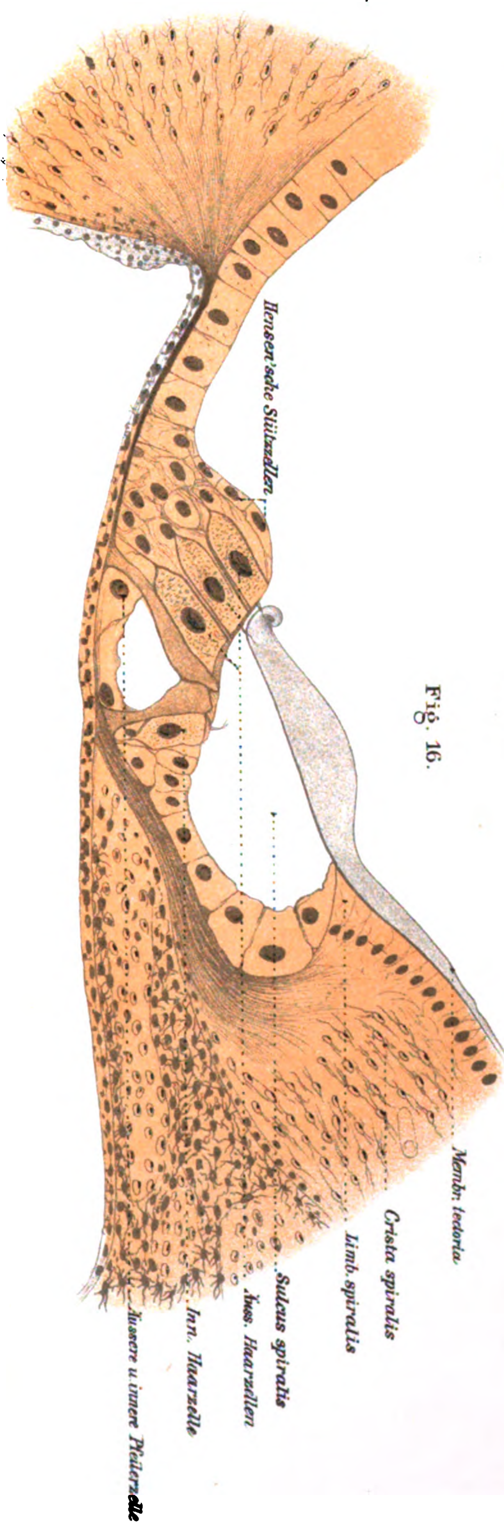


Fig. 16.

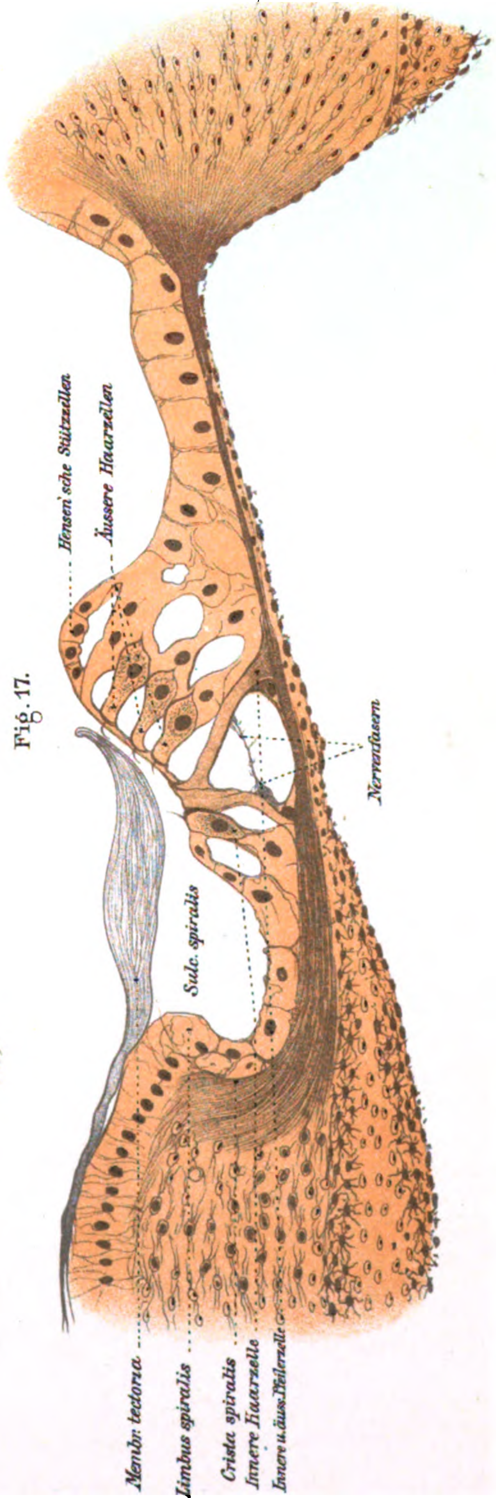


Fig. 17.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 18.

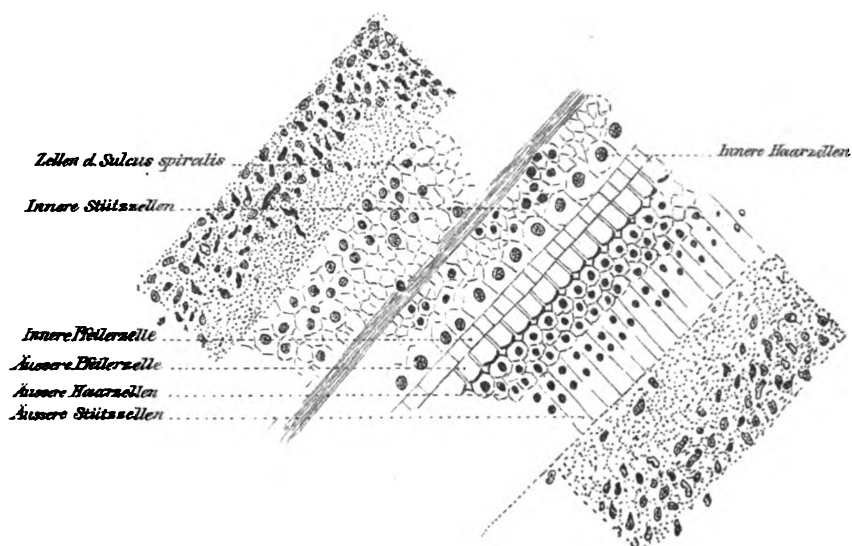
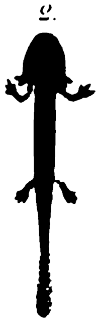


Fig. 15.

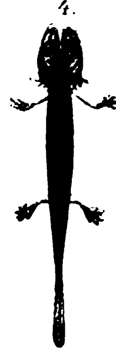


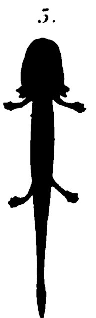
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

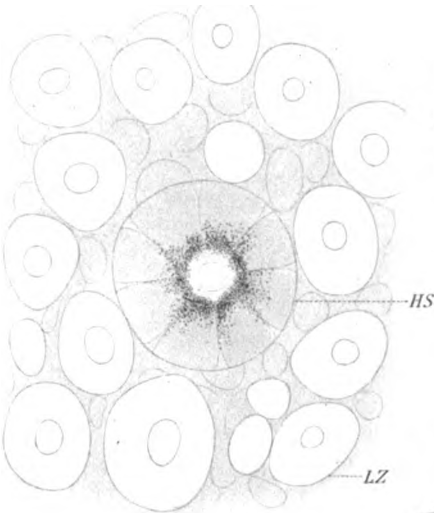
1. 

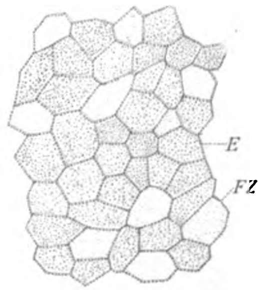
2. 

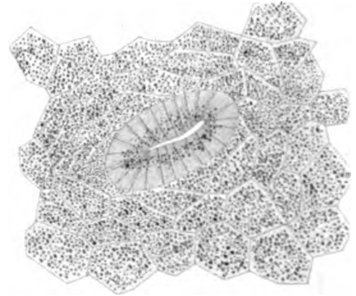
3. 

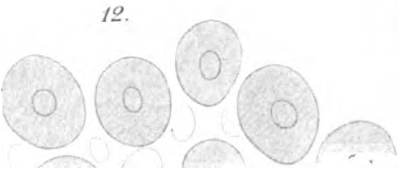
4. 

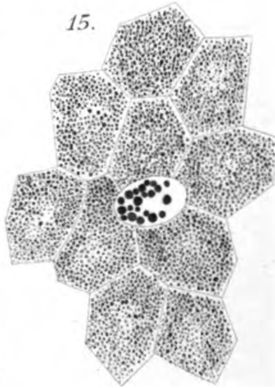
5. 

11 

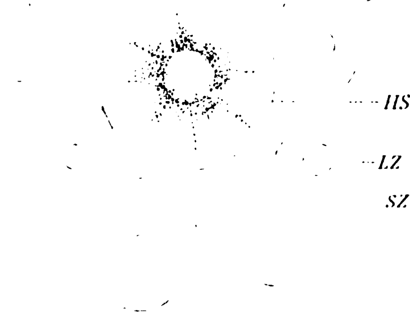
13. 

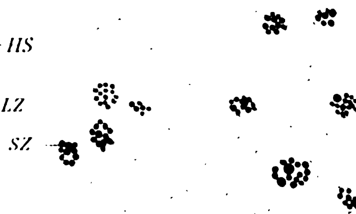
14. 

12. 

15. 

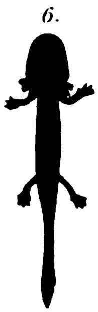
16. 

17. 

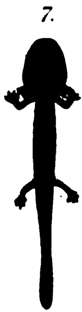


18. 

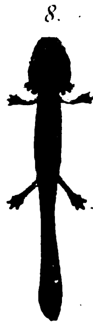
6.



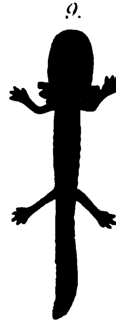
7.



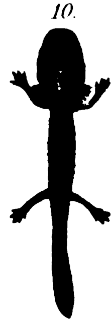
8.



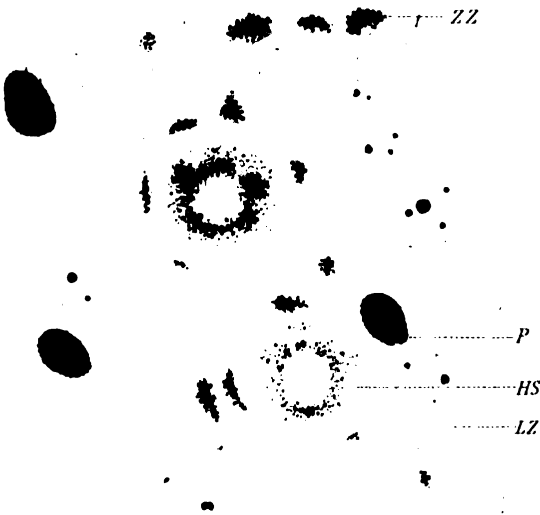
9.



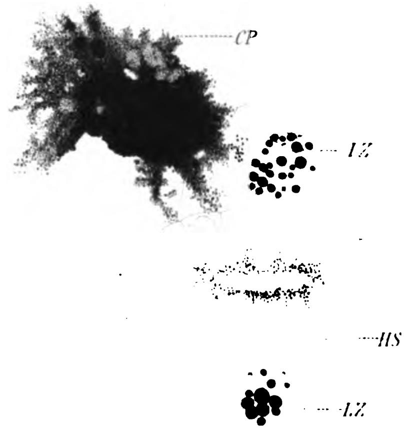
10.



19.



20.



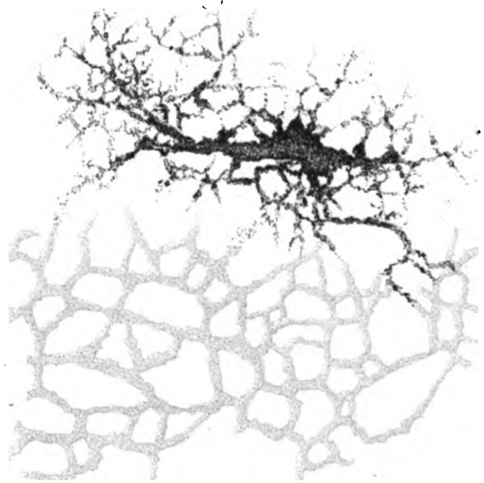
21.

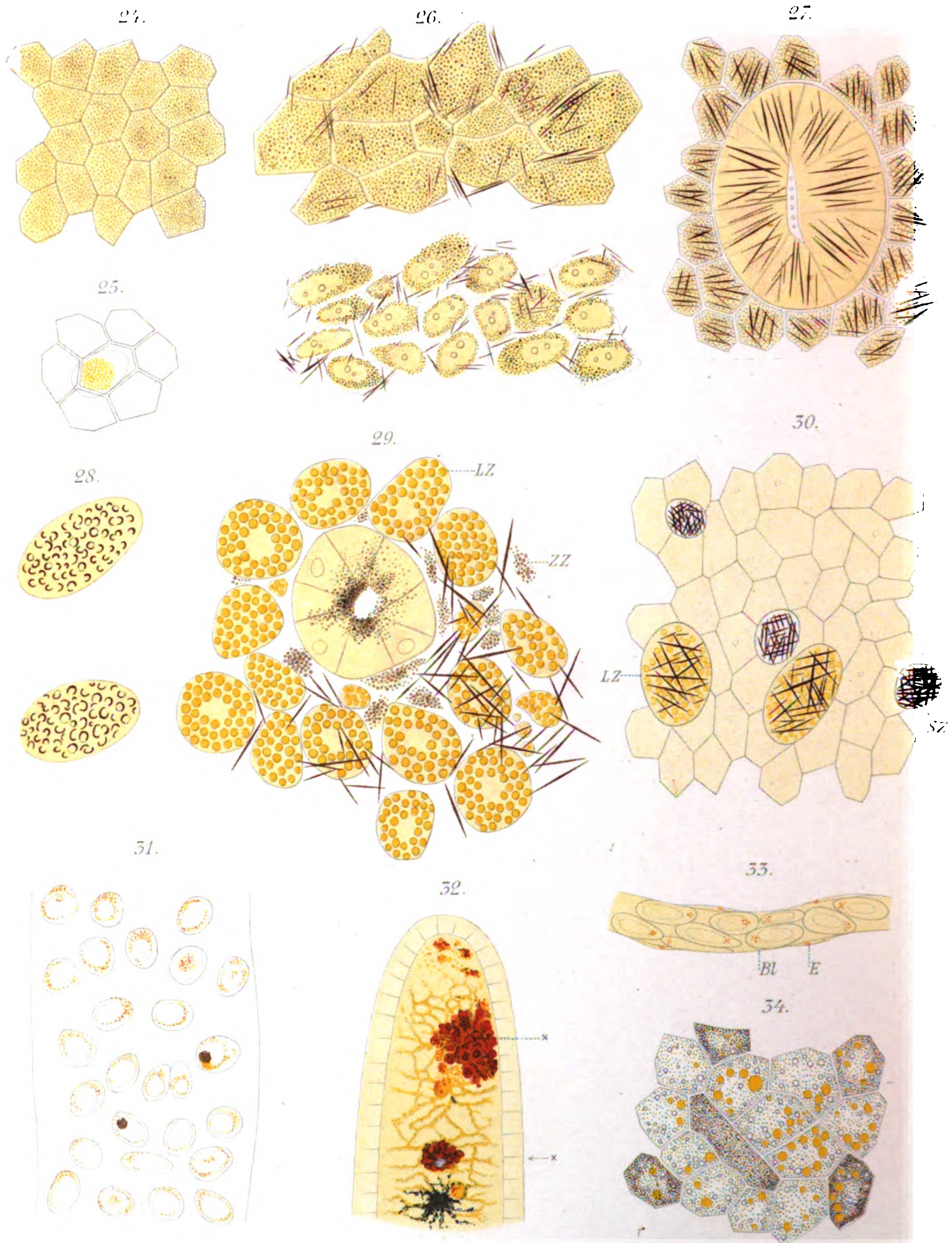


22.



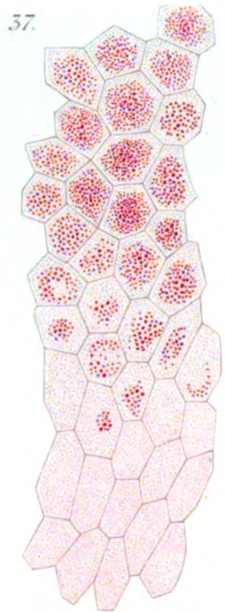
23.

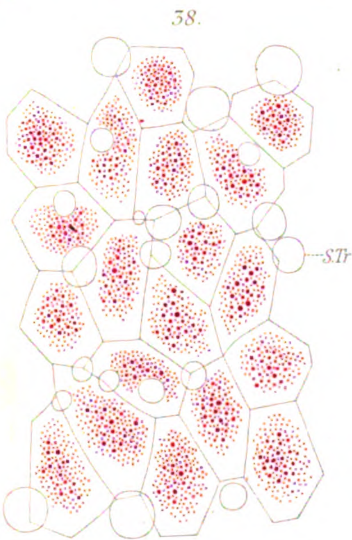


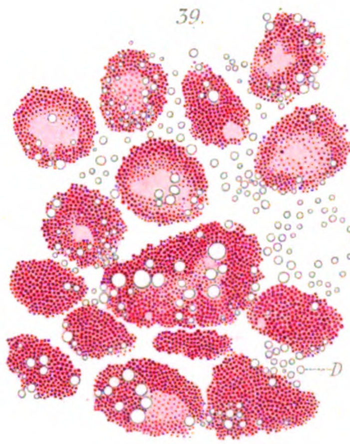

24.
26.
27.
25.
29.
30.
28.
LZ
ZZ
LZ
SZ
31.
32.
33.
Bl
E
34.
x
x

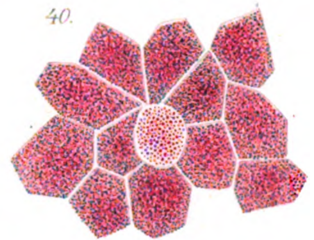

35.


36.
FZ


37.

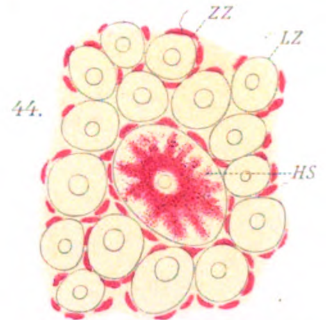

38.
STr

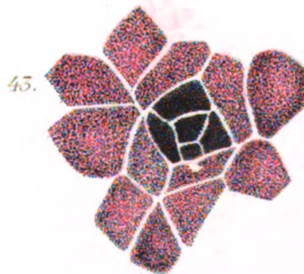

39.
D

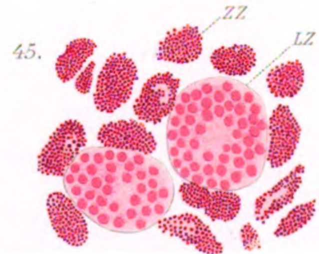

40.


41.
STr

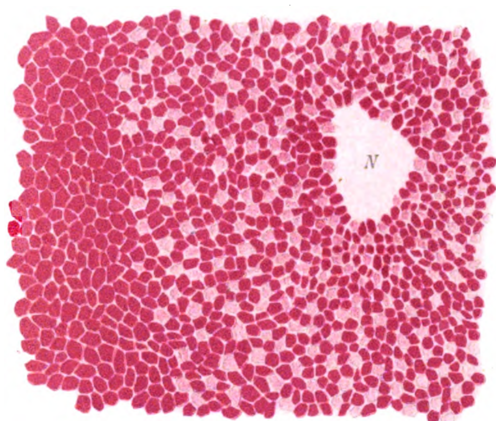

42.


44.
ZZ
LZ
HS

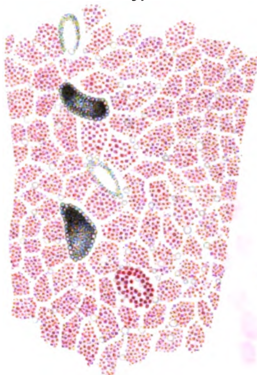

43.


45.
ZZ
LZ

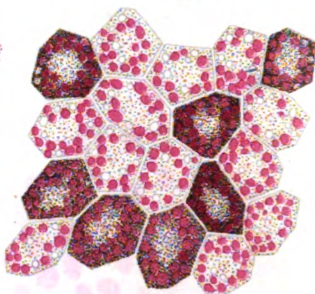
46.



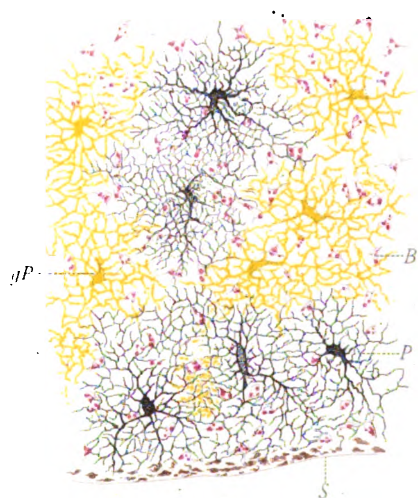
47.



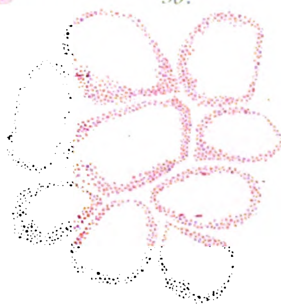
48.



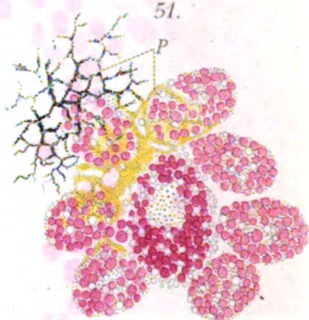
49.



50.



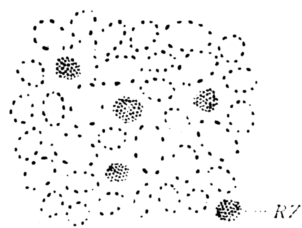
51.



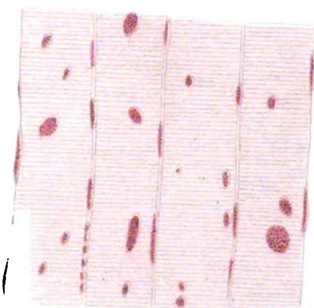
52.



53.



54.



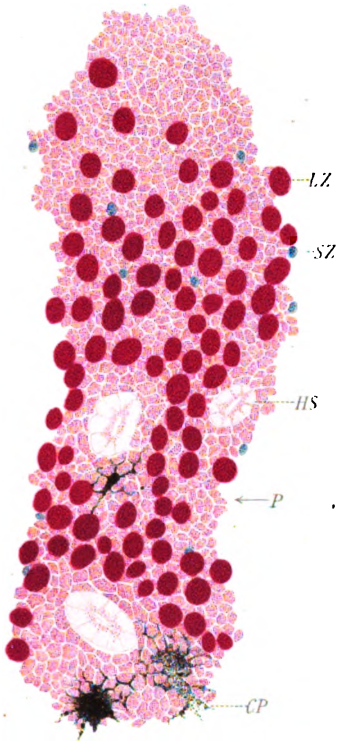
55.



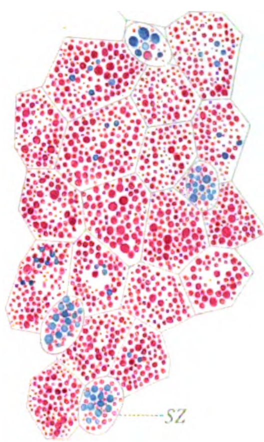
56.



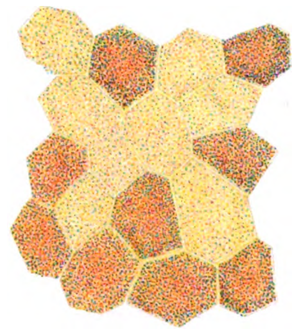
57.



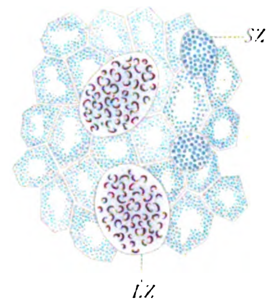
58.



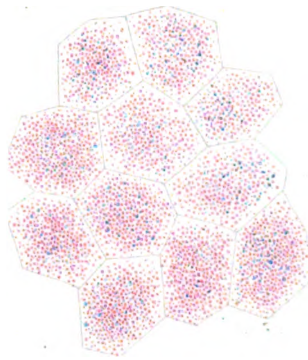
59.



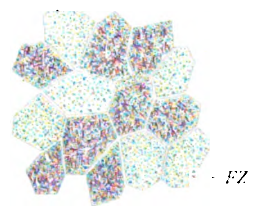
61.



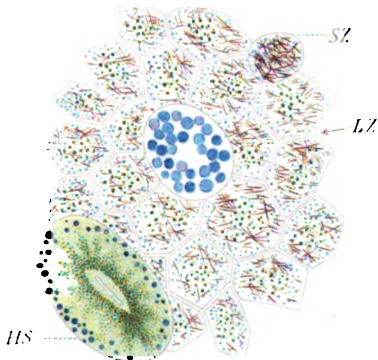
60



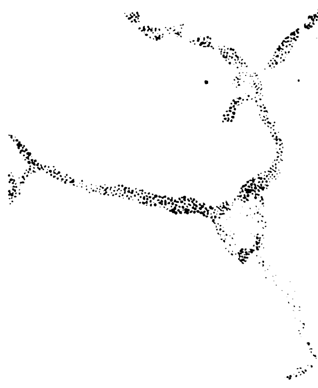
62.



63.

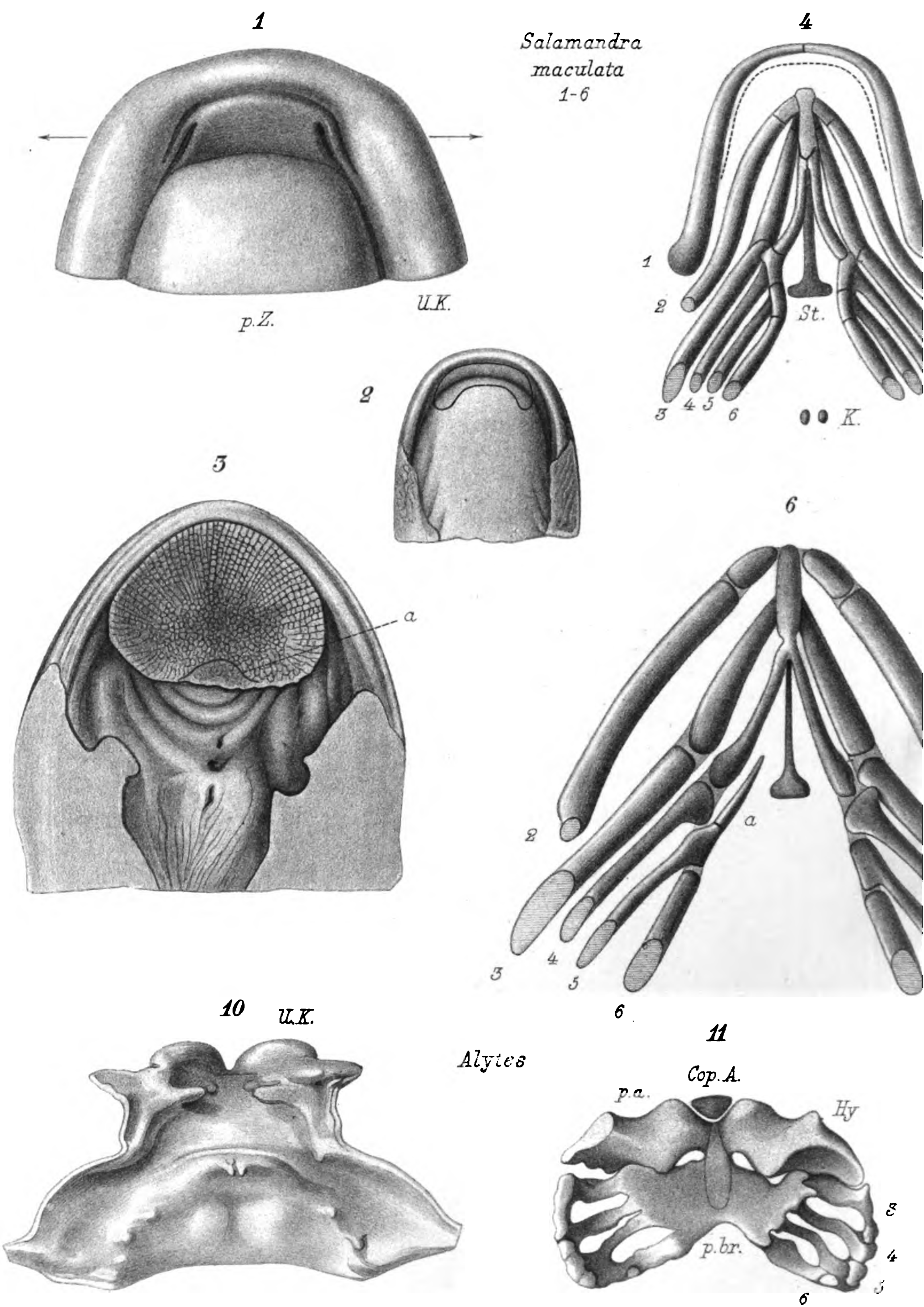


64.

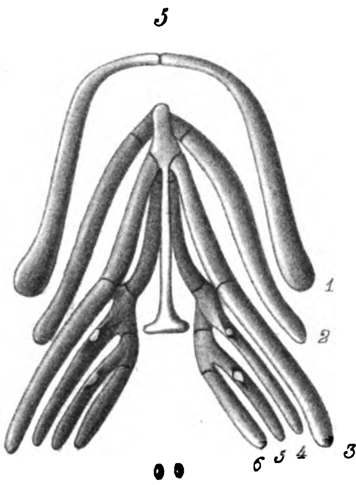


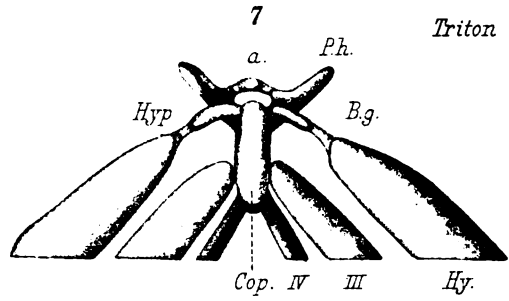
65.

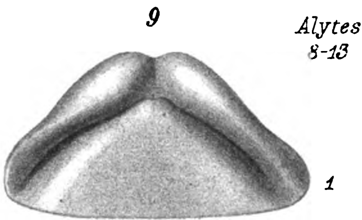


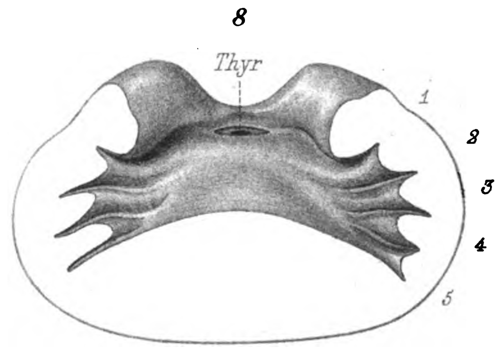


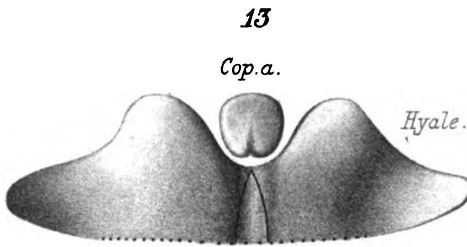
Lith. Anst. v. H. Jonas Cassel.

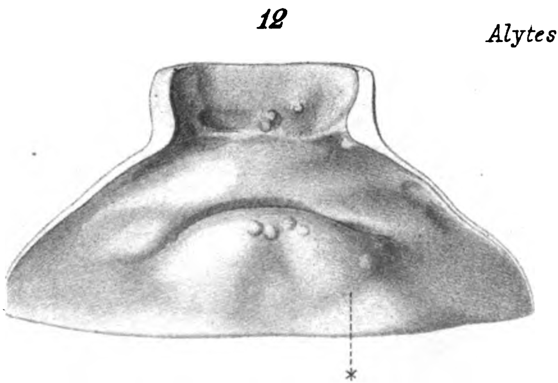


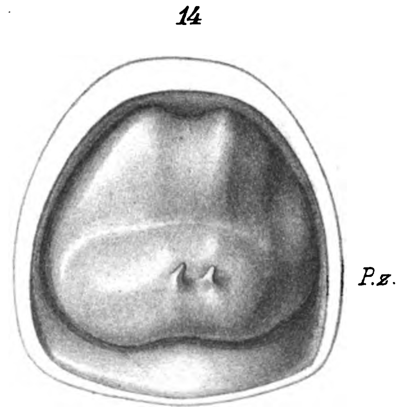




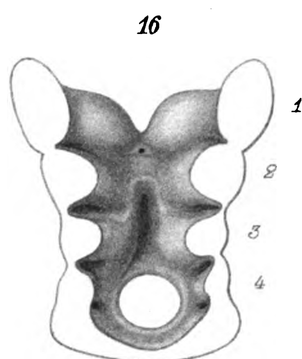


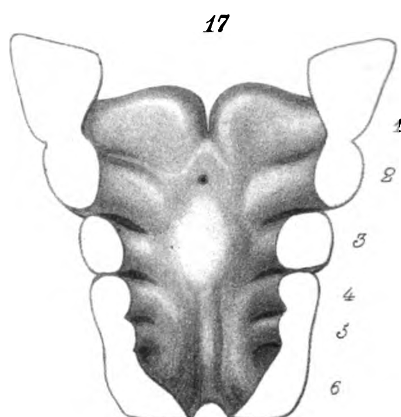




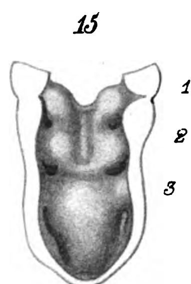


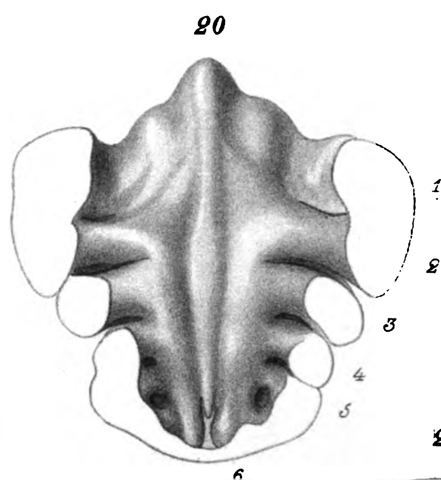
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

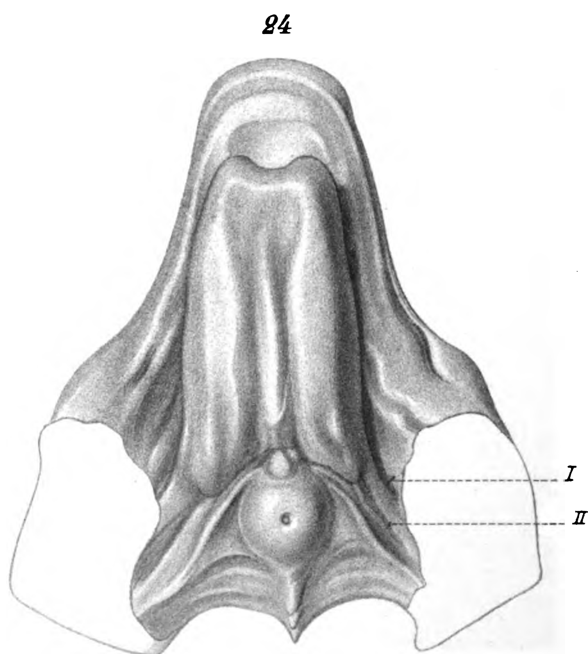


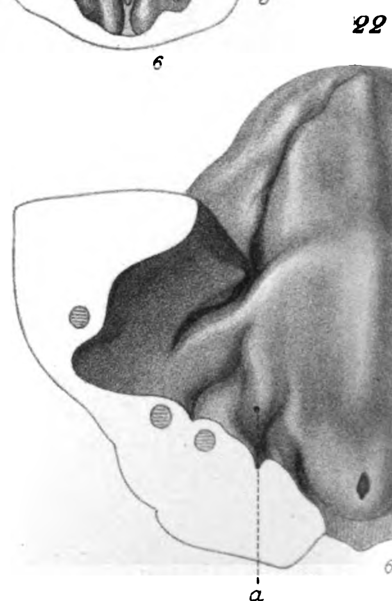




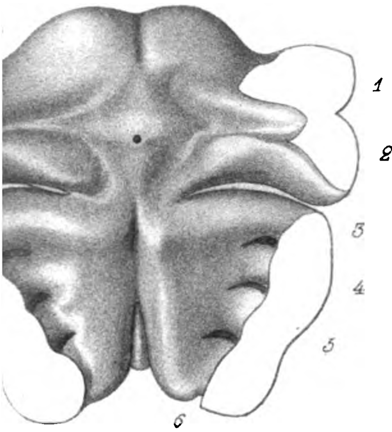


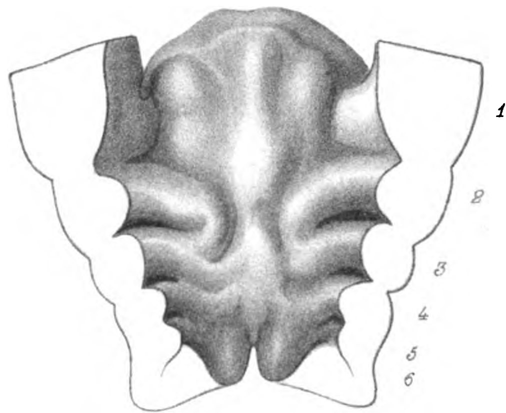


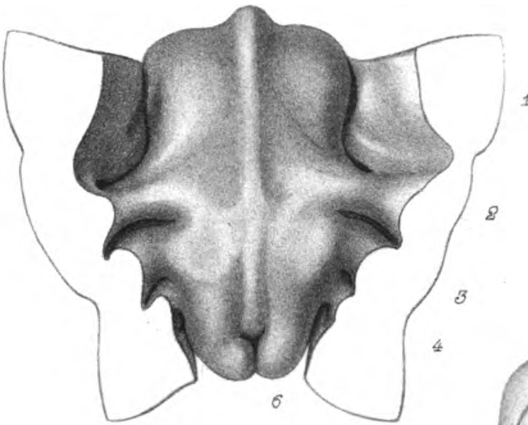




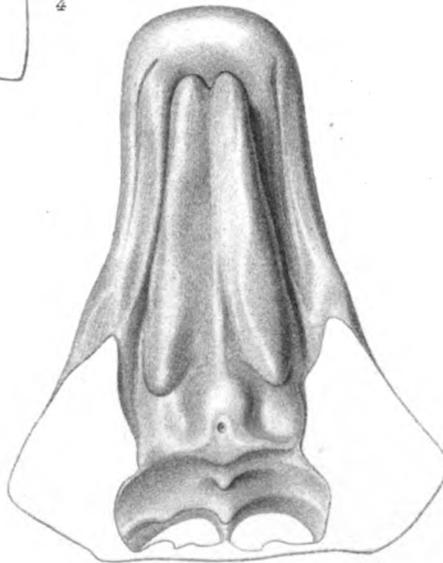
Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel.

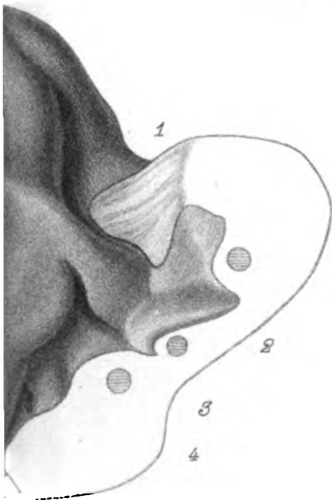






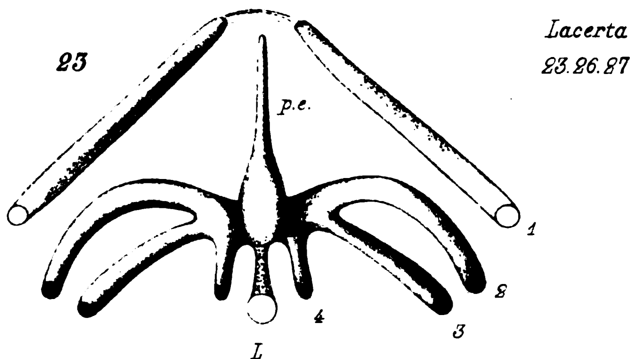
15-27
Lacerta mur.



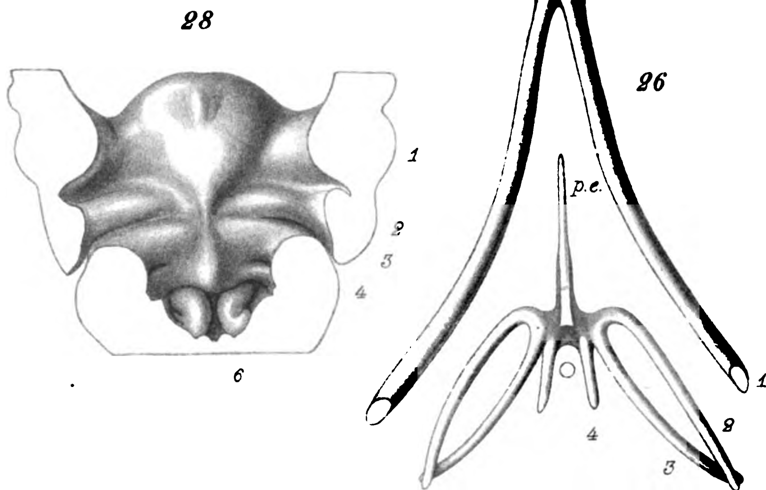


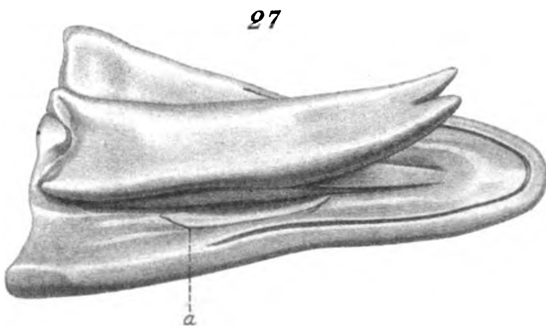
Verlag v. J. F. Bergmann Wiesbaden.

Lacerta
23. 26. 27



Anguis fragilis





Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 1.

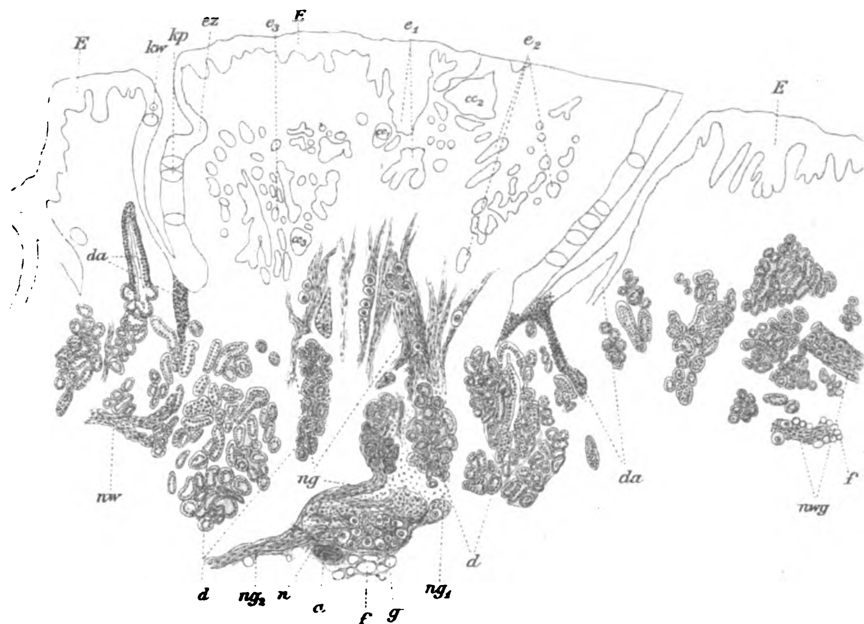
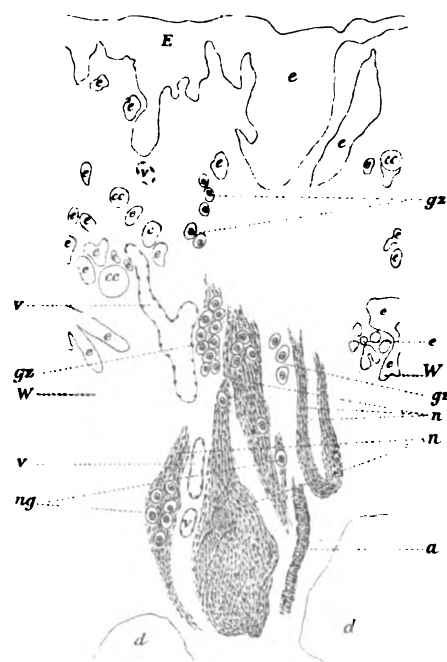


Fig. 2.



Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

L. HEFT (XVI. BAND, HEFT I).

MIT 15 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1901.

6

Inhalt.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.


3 2044 093 353 746

